

**Die Auslösbarkeit von Verhaltensreaktionen durch
elektrische Hirnreizung bei *Iguana iguana* L., Reptilia.**

Hansjürgen Distel

1973

Die Auslösbarkeit von Verhaltensreaktionen durch
elektrische Hirnreizung bei Iguana iguana L., Reptilia.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Fakultät für Biologie
der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt
von
Hansjürgen Distel

München, 15. Juni 1973



Berichterstatter: 1. Prof. Dr. D. Ploog

2. Prof. Dr. Dr. h.c. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 26. Juli 1973

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Einleitung.....	1
Methodik.....	2
Ergebnisse.....	5
I. Verhaltensantworten auf elektrischen Hirnreiz	5
II. Anatomische Lokalisation der Reizantworten	15
Diskussion.....	32
Zusammenfassung.....	41
Literaturverzeichnis.....	42
Anhang:	
Atlas des Gehirns von Iguana iguana.....	46



Digitized by the Internet Archive
in 2026

EINLEITUNG

Die Evolution der höheren Wirbeltiere führte bekanntlich über Fisch-, Amphibien- und Reptilienvorfahren zu den heute lebenden Arten der Reptilien, Vögel und Säugetiere. Aus ihrer vermittelnden phylogenetischen Stellung ergibt sich die Bedeutung der Reptilien für vergleichende Fragestellungen.

Während das Gehirn der Vögel eine mehr konservative Evolution durchgemacht haben dürfte, ist für das Gehirn der Säugetiere die ungeheure Entwicklung des Neocortex kennzeichnend, der die telencephalen Anteile des limbischen Systems zur Seite drängt. Das Corpus striatum ist reduziert, wobei wahrscheinlich eine dem externen Striatum der Sauropsiden homologe Neuronenpopulation in den Neocortex eingegangen ist. Die Organisation der kaudalen Hirnabschnitte, besonders des Rhombencephalons blieb gegenüber der Entwicklung des Vorderhirns relativ unverändert (NAUTA & KARTEN 1970).

Um die beim höheren Säuger vom Neocortex überlagerten Funktionen des limbischen Systems und des Hirnstamms besser charakterisieren zu können, entwickelte MacLEAN (1962/70) unter phylogenetischen Gesichtspunkten das Konzept vom "triune brain", dessen ältester Anteil das "reptilian brain" ist. Es umfaßt im wesentlichen das retikuläre System, das Mittelhirn und die Basalganglien, die sich bei den heutigen Reptilien wiederfinden, und soll die angeborenen, emotionalen Formen des Verhaltens nach Programmen steuern, die auf stammesgeschichtlichen Erwerbungen der Reptilienvorfahren basieren. Über die in diesem Konzept postulierten Hirnfunktionen in ihrer Bedeutung für komplexe Verhaltenssteuerung ist aber bisher wenig bekannt. In dieser Arbeit wird daher nach der Organisation des artspezifischen Verhaltens im Gehirn der Reptilien gefragt.

Klassische Methoden zur Auffindung und Untersuchung verhaltenswirksamer Strukturen sind die gezielte Zerstörung oder elektrische Reizung von Hirnarealen und die Beobachtung der eintretenden Verhaltensänderungen. Bei Reptilien sind bisher nur wenige Experimente dieser Art vorgenommen worden.

Um die Jahrhundertwende wurden zumeist an Schildkröten Abtragungen ganzer Hirnabschnitte, wie Vorderhirn, Mittelhirnteilen,

Mittelhirndach, Kleinhirn und verlängertes Rückenmark durchgeführt (siehe Ten KATE 1937). Es folgten Arbeiten - vorwiegend am Alligator -, die sich mit der elektrischen Auslösung von Kopf- und Körperbewegungen in Cortex, dorsalem Striatum, Tectum opticum und Cerebellum befaßten (JOHNSTON 1916, BAGLEY et al. 1924/26, KOPPANYI & PEARCY 1925, BREMER et al. 1939, GOODMAN & SIMPSON 1960, SCHAPIRO & GOODMAN 1969). HERTZLER & HAYES (1967) testeten visuell bedingte Verhaltensausschläge bei Schildkröten nach Läsionen von Cortex und Tectum opticum. Untersuchungen zur Änderung komplexer artspezifischer Verhaltensweisen existieren - abgesehen von Einzelbeobachtungen älterer Autoren - nur von DIEBSCHLAG (1938) und PRECHTL (1949) an Eidechsen nach teilweiser oder völliger Abtragung des Vorderhirns und von KEATING et al. (1970) an Alligatoren nach Läsionen oder bei Reizung des Amygdala-Komplexes. Genauere histologische Lokalisationen der Läsions- und Reizeffekte sind erst in den Arbeiten seit 1960 angegeben worden.

Ziel der vorliegenden Untersuchung war, möglichst viele artspezifische Verhaltensweisen an möglichst zahlreichen Hirnorten auszulösen, um lokalisierbare Anhaltspunkte für gezieltere, neuroethologische Fragestellungen zu erhalten. Als Versuchstier wurde der Grüne Leguan gewählt. Er besitzt - wie die meisten Eidechsenverwandten - ein reichhaltiges Verhaltensrepertoire und benutzt verschiedene Formen von Kopfnicken (DISTEL in Vorber.). Zudem bietet das relativ große Gehirn bei großen Exemplaren günstigere Lokalisationsmöglichkeiten als die Gehirne anderer, kleinerer Arten.

METHODIK

Vor Beginn der Versuche wurde über einen Zeitraum von 18 Monaten eine Gruppe von 8 adulten Exemplaren des Grünen Leguan (*Iguana ig. iguana* L.; 5 ♂♂, 3 ♀♀; Fangort Kolumbien) unter Gefangenschaftsbedingungen beobachtet. Die Tiere wurden isoliert und wieder zusammengeführt. Verhaltensprotokolle und Filmaufzeichnungen wurden angefertigt. Anschließend wurde ein Katalog des Spontanverhaltens erstellt, der dann der Protokollierung der Hirnexperimente als Grundlage diente.

Zur Auswertung kamen die Versuchsergebnisse von 516 Reizorten im Gehirn von 16 adulten ♂♂ und 5 adulten ♀♀ des Grünen Leguan. Diese hatten Körperlängen (Kopf-Rumpf) von 38 - 46 cm und waren 2,3 - 4,6 kg schwer. Als Versuchskäfig diente eine glatte

PVC-Wanne (2,85 x 1,85 x 1 m) mit stark abgerundeten Kanten, um das Herausklettern der Tiere zu verhindern und die Verletzungsgefahr bei panischer Flucht herabzusetzen. Die freibeweglichen Tiere wurden durch eine Ein-Weg-Scheibe beobachtet. Futter (Salat, Bananen), Wasser und ein Artgenosse waren als Bezugsobjekte für reizinduzierte Handlungen im Käfig vorhanden. Mit einem Infrarotstrahler wurde eine Lufttemperatur von 33 - 38 °C aufrechterhalten.

Ausgehend von der von MacLEAN & PLOOG (1962) beschriebenen Technik zur Implantation von beweglichen Elektroden und zur späteren Exploration des Gehirns wurde eine den anatomischen Verhältnissen des Leguans angepasste neue Methode entwickelt:

Nach Abkühlung auf 6 °C konnten die Tiere bei Zimmertemperatur bis zu 90 Min. lang ohne zusätzliche Narkose operiert werden. Notwendige Eingriffe waren das Verankern der PALADUR-Plattform (Abb. 1c) mittels kleiner V2A-Stahlhaken zwischen Knochen und Hautpanzer des Kopfes und das Durchbohren der Schädeldecke für die 0.4 mm dicken Führungsröhrchen. Plattform, Haken und verbindende Drähte wurden mit Zahnzement (PALADUR) vergossen (Abb. 1b). Um eine annähernd stereotaktische Implantation nach Erfahrungswerten zu ermöglichen, wurde der Oberkiefer der Versuchstiere auf einer styropor-beschichteten Metallplatte festgespannt, die an ein DAVID KOPF Stereotaxiegerät adaptiert war. Als äußere Orientierungsmarke diente die Pinealschuppe.

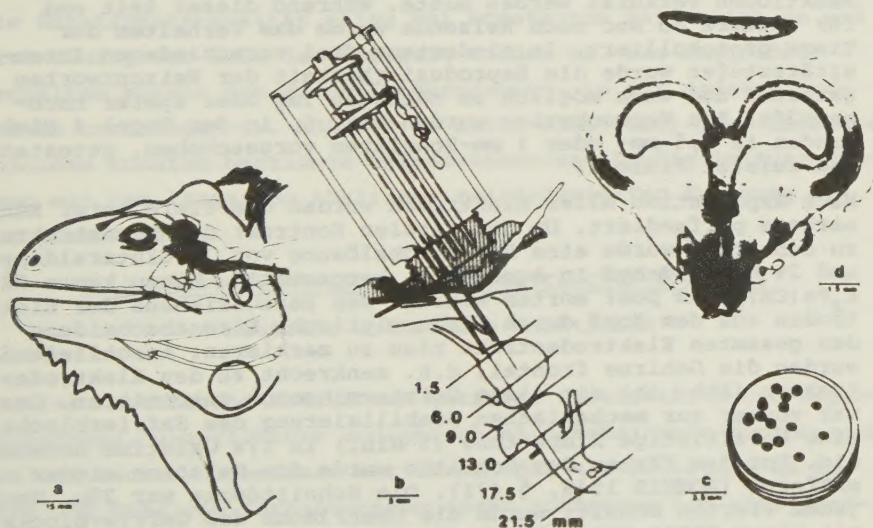


Abb. 1: a: Schema des Leguankopfes; b oben: Elektrodenvortrieb, PALADUR-Plattform (schraffiert), b unten: Gehirn mit Schnittebenen der Hirnkarten; c: PALADUR-Plattform mit Führungsröhrchen; d: Frontalschnitt durch das Gehirn mit Elektroden-trakt (Pfeil, e).

Als Elektroden wurden gestreckte, teflon-isolierte V2A-Stahl-drähte (0,13 mm Ø) benutzt. Die Isolierung war an beiden Enden auf 0,5 mm entfernt. Geführt wurden die Elektroden bis kurz vor die Hirnoberfläche in Röhrchen (0,4 mm Außen-Ø), die selbst wiederum in Plattformröhrchen steckten. Das obere Ende der Elektrode hatte Kontakt zu einer feinen Blattfeder, die auf eine bewegliche Messingplattform geklebt war. Die Blattfeder hatte die Aufgabe das Aufstoßen der Elektrode an der Gehirnkapsel anzuzeigen, um ein mögliches Verbiegen zu verhindern und den elektrischen Kontakt zur Elektrode herzustellen. Die Messingplattform war gleitend an einem dreibeinigen Gestell befestigt, das auf der PALADUR-Plattform beliebig umgesteckt werden konnte. Vorgeschoben wurde die Elektrode durch Drehen der mittleren Gewindestange, d.h. durch Senken der Messingplattform. Der gesamte Vortrieb wurde durch einen abschraubbaren Plexiglaszylinder vor Beschädigung geschützt. An ihm waren auch die Steckkontakte der Zuleitungsdrähte befestigt. Die V2A-Anker bildeten die indifferente Elektrode. (Abb. 1b oben).

Als Reiz diente ein biphasischer Rechteckimpuls mit einer Frequenz von 30 Hz, einer Impulsbreite von 1 msec und einer max. Stromstärke von 0,5 mA. Die Reizdauer betrug max. 90 sec, im allgemeinen 60 sec, wenn sie nicht wegen zu heftigen Reaktionen verkürzt werden mußte. Während dieser Zeit und für weitere 60 sec nach Reizende wurde das Verhalten der Tiere protokolliert. In mindestens drei verschiedenen Intensitätsstufen wurde die Reproduzierbarkeit der Reizantworten getestet und wenn möglich am nächsten Tag oder später nachgeprüft. Pro Versuchstier wurden max. 6, in der Regel 4 Elektroden in 0,5 mm- oder 1 mm-Schritten vorgeschoben, getestet und zuletzt fixiert.

Nach Exploration aller Elektroden wurden die Tiere unter Kühl-narkose perfundiert. Um den vitalen Kontrast der Hirnstrukturen zu erhalten, wurde eine Perfusionslösung von 2% Glutaraldehyd und 2% Formaldehyd in Aqua dest. hergestellt. Hinzu kamen 2% $K_4Fe(CN)_6$, um post mortem während des Herausziehens der Elektroden aus dem Kopf durch elektrolytische Eisenabscheidung den gesamten Elektrodentrakt blau zu markieren. Anschließend wurden die Gehirne frontal, d.h. senkrecht zu den Elektrodentrakten (Abb. 1b) mit einem Gefriermikrotom geschnitten. Dazu war vorher zur mechanischen Stabilisierung des Gefrierblocks eine kurzfristige Einbettung (5 Min.) in 17% Gelatine notwendig. Vor dem Färben der Schnitte wurde die Gelatine wieder entfernt (ROMEIS 1948, § 471). Die Schnittdecke war 25µ. Nach jedem vierten Schnitt wurde die Oberfläche des Gefrierblocks mit einem NIKOR MEDICAL Objektiv auf AHU-Film photographiert (Abb. 1d), jeder zwanzigste Schnitt wurde zur Kontrolle mit Chresyl Violett gefärbt.

Zur Lokalisation der protokollierten Reizantworten wurden die Negativfilme mit einem LEITZ FOKOMAT auf Xerokopien der Gehirnkarten (siehe Anhang) projiziert und die Reizorte eingetragen.

ERGEBNISSE

Die in den unterschiedlichsten Gehirnbereichen ausgelösten Reaktionen ließen sich in vier Gruppen zusammenfassen:

1. Motorische Reaktionen, die nach Kenntnis des Normalverhaltens weder auf einen aversiven noch aggressionsauslösenden Charakter des Reizes schließen lassen; im folgenden neutrale motorische Reaktionen genannt.
2. Vermeidungs- und Fluchtreaktionen.
3. Aggressive Abwehr und Imponierreaktionen; (2.) und (3.) werden im folgenden auch als agonistische Reaktionen bezeichnet.
4. Autonome Reaktionen.

Weiter ließen sich in den ersten drei Gruppen Reaktionen geringerer und höherer Intensität grob unterscheiden. Ein objektiver Indikator für höhere Reaktionsintensität war das Auftreten von Lokomotionsbewegungen in der Reizantwort.

Die Reaktionsintensität stieg bei konstantem Reiz meist an und fiel häufig vor Ende der Reizzeit wieder ab. Das ausgelöste Verhalten konnte den Hirnreiz überdauern, in ein anderes Verhalten umschlagen (v. HOLST & v. SAINT PAUL 1960) oder abbrechen. Außerdem konnten bestimmte Verhaltensweisen häufig im Zusammenhang mit dem langsamen Abklingen reizinduzierter Erregung beobachtet werden.

I. Verhaltensantworten auf elektrischen Hirnreiz

Neutrale motorische Reaktionen

Neutrale motorische Reaktionen geringer Intensität waren Augenbewegungen, ungerichtete und gerichtet erscheinende Kopfbewegungen und Lecken. Gemeinsam war ihnen, daß sie bevorzugt am Anfang und Ende von Verhaltenssequenzen auftraten und eine niedrige Auslöseschwelle hatten.

Die meisten Reizantworten setzten bei niedriger Reizstärke mit einem leichten Heben des Kopfes und ungerichteten Kopfbewegungen, dem sog. Aufmerken ein. Sie steigerten sich meist zu einem Umschauen oder es erfolgte eine gerichtet erscheinende Kopfbewegung mit entsprechenden Augenbewegungen.

Kontralaterale⁺ Kopfbewegungen begleiteten vorwiegend neutrale Reaktionen, sowie Abwehr- und Imponierreaktionen; ipsilaterale Kopfwendungen zusammen mit Kopfsenken vorwiegend die Vermeidungs- und Fluchtreaktionen. Starkes Heben des Kopfes oder starkes Drehen um die Körperachse waren neutrale Reaktionen, obwohl beide im Normalverhalten auch Bestandteile von Vermeidungs- und Fluchthandlungen sein können. Kopfvorstrecken zusammen mit Kopfsenken leitete meist Objektleckten bzw. Explorieren ein.

Leckreaktionen erfolgten meist während oder nach Umherschauen.



Abb. 2: Objektleckten. Bei Objektleckten wird die Zunge weit vorgestreckt und gegen den Boden und Objekte gerichtet. Es ist anzunehmen, daß hierbei ebenso wie bei Schlangen (ULINSKI 1972) Geruchspartikeln aufgenommen und dann in

das Jakobson'sche Organ befördert werden. Hingegen wird bei Maulleckten die Zunge nur etwas herausgestreckt; es tritt häufig im Anschluß an andere Verhaltensweisen auf.

Objektleckten und Maulleckten unterschieden sich zumindest im Reizexperiment nur durch den Grad der Reaktionsintensität. Mit Leckreaktionen verbundenes Umherlaufen wurde Explorieren genannt. Auch Überlagerung von Leckreaktionen mit Abwehr- und Vermeidungsreaktionen wurde beobachtet.

Als neutrale motorische Reaktionen höherer Intensität wurden Graben, verschiedene Lokomotionsformen und Körperwendungen zusammengefaßt. Ihnen gingen immer niederintensive Reaktionen voraus.

Grabbewegungen traten fast nur gegen Ende von Verhaltenssequenzen höherer Intensität auf. Sie konnten mit einem oder beiden Vorderbeinen oder als vollständiges Bewegungsmuster (RAND 1968) mit allen vier Extremitäten ausgeführt werden. Eine geschlechtsbedingte Bevorzugung ließ sich für Graben (von RAND an eierlegenden Weibchen beschrieben) wie für alle anderen ausgelösten

⁺kontralateral = nach der vom Reizort abgewandten Körperseite
ipsilateral = nach der dem Reizort zugewandten Körperseite

Verhaltensweisen nicht feststellen.

Kriechen und alle Übergänge bis zu eiligem Umherlaufen konnten durch Erhöhung der Reizstärke ausgelöst werden. Körperwendungen bzw. Kreisgehen wurden als neutrale Reaktionen, sowie als Bestandteil von Abwehr- und Imponierreaktionen vorwiegend nach der kontralateralen Seite ausgeführt; Wendungen nach der ipsilateralen Seite begleiteten meist Vermeidungs- und Fluchtreaktionen. Wälzen um die Körperachse war ebenso wie die entsprechende Kopfbewegung eine typisch neutrale Reaktion; "Schwimm"-Bewegungen hingegen (Schlängeln mit heftigem Rudern aller Extremitäten) und Rückwärtsgehen oder Kriechen waren gelegentlich von deutlichen Vermeidungs- und Fluchtreaktionen gefolgt.

Vermeidungs- und Fluchtreaktionen

Die Vermeidungsreaktionen geringer Intensität wurden unterteilt nach Verhaltensweisen, die sich normalerweise durch taktile Reize bzw. bevorzugt durch visuelle Reize auslösen lassen.

Zur ersten Gruppe zählen die Verhaltensweisen Maulsäubern (Zunge wird zwischen die Zähne seitlich nach außen gedrückt), Maulwischen an Objekten, Sich-Kratzen und "Ekel"-Schütteln mit dem Kopf. Sie wurden fast immer gemeinsam ausgelöst, traten jedoch selten auf.

Zur zweiten Gruppe gehören die Verhaltensweisen Sich-Abwenden, Sich-Ducken, Auge(n)schließen, Erstarren, Abwehrschlagen und Abwehrschütteln. Am häufigsten und meist zusammen wurden die ersten drei Reaktionen ausgelöst.



Abb. 3: Auge(n)schließen. Auge(n)schließen wird im Normalverhalten außer während des Schlafens und als Schutzreflex auch im Sozialverhalten ausgeführt: Ein unterlegenes Tier schließt z.B. das dem imponierenden Gegner zugewandte Auge. Die Auslöseschwelle für Auge(n)schließen hängt auch vom Allgemeinbefinden ab, d.h. sie ist bei lethargischen Tieren niedriger.

Erstarren - da sich bis zu tonischer Immobilität ("Totstellen") steigern kann - konnte wegen der geringen Spontanaktivität der Tiere nur dann sicher festgestellt werden, wenn nach Lösen der Starre, wie im Spontanverhalten, Flucht erfolgte (z.T. bis 2 Min. nach Reizende). Noch seltener als Erstarren wurde Abwehrschlagen und Abwehrschütteln ausgelöst.



Abb. 4: Abwehrschlagen. Bei nicht gereizten Tieren kann Abwehrschlagen beobachtet werden, wenn sich ein anderes Tier von der Seite oder von hinten unter vibrierendem Kopfnicken nähert. Abwehrschütteln (Abb. 7a) mit dem Kopf wird meist erst ausgeführt, wenn das andere Tier auf dem Rücken aufreitet.

Durch Erhöhung der Reizdauer oder Reizstärke ließen sich die meisten Vermeidungsreaktionen niederer Intensität in solche höherer Intensität überführen. Seltener folgten - vor Reizende - andere niederintensive Abwehr-, Imponier- oder neutrale Reaktionen.

Vermeidungs- und Fluchtreaktionen höherer Intensität waren mit Lokomotion verbundenes Sich-Abwenden, Zurückweichen, kurze Flucht (1 bis 2 m) und Hochspringen an der Käfigwand. Sie folgten häufig auf anfänglich neutrale Reaktionen, relativ häufig auch auf Abwehr und Imponierreaktionen niederer Intensität, von denen sie dann manchmal begleitet wurden. Sie ließen sich oft durch Erhöhung der Stromstärke, nicht aber Verlängerung der Reizdauer in maximale Flucht überführen. Bei Abklingen der Fluchtreaktionen während des Reizversuchs konnten sich auch Imponierreaktionen einstellen.

Maximale Flucht ließ sich oft ohne vorausgehende Vermeidungs- und Fluchtreaktionen mit sehr geringer Reizstärke auslösen.

Aggressive Abwehr⁺ und Imponierreaktionen

Als Imponierreaktionen niederer Intensität wurden neben Schnauben alle Verhaltensweisen gewertet, die eine Vergrößerung des

⁺ (siehe S. 9)

Körperumrisses bewirken: Kehllappen- und Kehlwanne-Ausstellen, Kehle-Blähen, Lateral-Abplatten, d.h. Schmal-und-hoch-Machen des Körpers, Rückenamm-Aufrichten und Beinestrecken.

Zumindest Kehllappen-Ausstellen, meist auch Lateral-Abplatten waren Bestandteil aller ausgelösten Abwehr- und Imponierreaktionen, doch begleiteten sie z.T. auch andere höherintensive Reaktionen. Die übrigen Verhaltensweisen waren weniger deutlich ausgeprägte Begleiterscheinungen, die oft erst mit steigender Reaktionsintensität hervortraten.

Fauchen, Maulaufreißen mit Zungewölben, Schnappen und Schwanzschlagen waren als aggressive Abwehrreaktionen hoher Intensität fast immer mit Lokomotion verbunden. Ihnen gingen regelmäßig niederintensive Imponierreaktionen und eine sich steigende Sequenz neutraler Reaktionen voraus. Bei längerer Reizdauer oder höherer Reizstärke ließen sie sich gelegentlich in Fluchtreaktionen überführen.

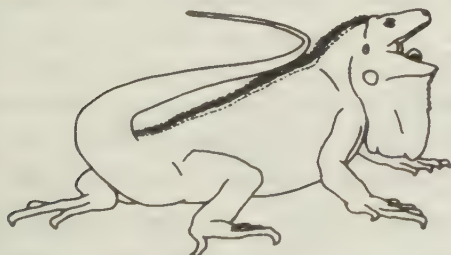


Abb. 5: Aggressive Abwehr. Gezieltes Schwanzschlagen zusammen mit Maulaufreißen und Zungewölben wird als aggressive Abwehr nur gegen Artfeinde (Hund, Mensch) verwendet.

Am häufigsten wurden Fauchen, Maulaufreißen und Schwanzschlagen ausgelöst. Sie waren nie gegen den im Käfig anwesenden Artgenossen, sondern meist nach schräg oben gegen einen imaginären "grösseren" Artfeind gerichtet. Schnappen kam darüberhinaus nur zustande, wenn der Kopf nach unten gehalten wurde und wenn enges Kreisgehen die aggressiven Reaktionen überlagerte. Geriet dann das eigene Hinterbein ins Blickfeld, so konnte es unter Umständen Zuschlagen auslösen. Nur ein einziges Mal wurde nach Reizende und Fortfall der reizinduzierten Wendebewegungen Schnappen gegen den Artgenossen gerichtet.

⁺Von der aggressiven Abwehr wird im Spontanverhalten eine defensive Abwehr unterschieden, zu der Verhaltensweisen wie Sich-Winden, Sich-Herumwerfen (um die eigene Achse), Abwehrschlagen u.a. gerechnet werden (DISTEL in Vorber.).

Das für ein vollständiges Imponieren charakteristische Kopfnicken wurde niemals unmittelbar nach Reizbeginn oder in den ersten 15 sec des Reizversuches ausgelöst. Erst nach Abklingen vorausgehender neutraler Reaktionen oder Vermeidungsreaktionen niedriger Intensität stellte sich gelegentlich ein Imponieren während des Reizes ein, jedoch selten mit hinreichender Reproduzierbarkeit.

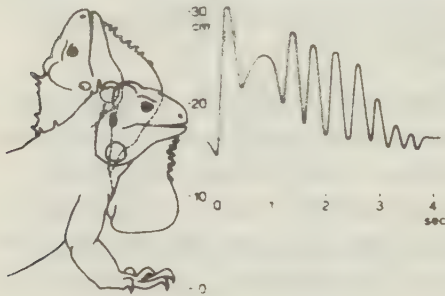


Abb. 6: Stereotypes Kopfnicken. Stereotypes Kopfnicken wird von ♂♂ wie ♀♀ nach vorübergehenden leichten Irritationen oder Imponieren anderer Tiere und von ♂♂ auch spontan ausgeführt. Ihm können zusätzliche Verhaltenselemente vorausgehen, wie ein paar Schritte laufen, Kopfabwenden, Objektlicken, Kopfwenden und verschiedene variable Kopfnickformen (Abb. 7) und ihre Kombinationen.

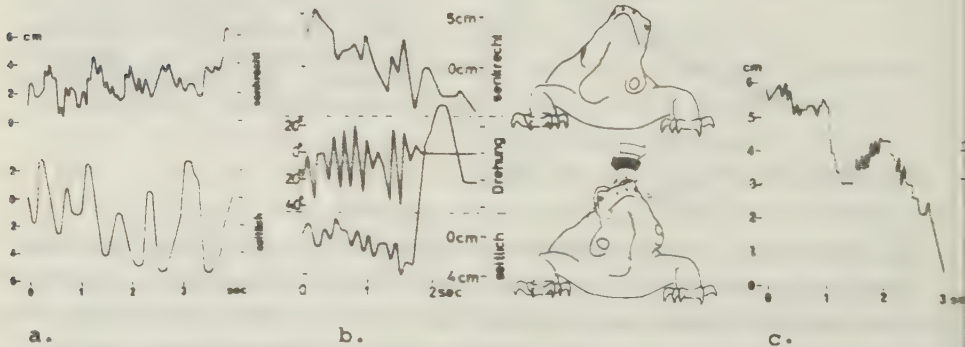


Abb. 7: a. Abwehrschtütteln, b. rotierendes Vornicken, c. senkrechtes, vibrierendes Vornicken.

Autonome Reaktionen

Neben Änderung der Pupillengröße wurden Verstärkung oder Verminderung der Atemfrequenz und Atemtiefe, Aufhellen oder Verdüstern der Hautfärbung und Erhöhung des Haltungstonus als begleitende autonome Reaktionen beobachtet. Da sie, bis auf erhebliche Atemänderungen und intensive Aufhellung nicht objektiv registriert werden konnten, wurden sie nicht weiter ausgewertet.

Normaltiere können verschiedene Grade einer graubräunlichen bis gelbgrünlichen Färbung aufweisen. Ein heller gefärbter Körper und ein fast weißer Kopf korrelieren mit momentaner Erregung, z.B. durch einen Kommentkampf, mit ständig hoher Imponieraktivität ("Alphatier"), mit Überhitzung und mit Infektionskrankheiten. Besonders dunkel gefärbte Tiere sind inaktiv und lethargisch oder sie haben gerade einen Kommentkampf verloren.

Eine Verminderung der Atemtiefe und Atemfrequenz bis zu expiratorischem Atemstillstand ist für Erstarrungsverhalten kennzeichnend (Expiratorischer Atemstillstand kann auch für unter Wasser tauchen angenommen werden.), während bei Erregung verstärkte Atemtätigkeit in Schnauben und Fauchen übergeht, das durch inspiratorische Atemstillstände unterbrochen wird.

Verstärkte Atmung und Aufhellung der Färbung waren häufig ausgelöste Reaktionen, die mit allgemeiner Erregungssteigerung einhergingen und agonistische Reaktionen höherer Intensität begleiten.

Reaktionen nach Reizende

Am Ende des Reizversuches brachen meist die gerichtet wirkenden Reaktionen ab, und es überdauerten besonders häufig Reaktionen, die keines zusätzlich richtenden Reizes mehr bedurften, z.B. Umschauen, Maullecken, Auge(n)schließen, Flucht, Kehllappen-Ausstellen, Lateral-Abplatten, verstärkte Atmung, hellere Färbung und tonusbedingte Körperhaltungen.

Der abrupte Wechsel von Verhaltenstendenzen nach Reizende wird als Umschlagen bezeichnet. So traten z.B. nach Vermeidungs- und Fluchtreaktionen häufig Kehllappen-Ausstellen, Lateral-Abplatten und Schnauben auf. Seltener steigerte sich diese aggressive Tendenz noch für wenige Augenblicke zu Maulaufreißen und Schwanzschlagen. Auch ein Wechsel beliebiger niederintensiver Reaktionen zu Umherlaufen oder Graben, sowie lediglich ein Zurückschwingen des Kopfes von einer durch den Reiz erzwungenen Haltung zur Gegenseite konnte als Umschlagen beobachtet werden.

Am auffälligsten war das Umschlagen einer Fluchttendenz in Imponieren. Kopfnicken ließ sich oft mit hoher Reproduzierbarkeit nach Reizende auslösen (Tab. 1). Dies gelang in der Regel an einem gegebenen Reizort nur, wenn

1. Imponierreaktionen niederer Intensität oder zumindest Zuwenden und Lateral-Abplatten vorausgingen oder sich bei

Tab.1:

Auslösbarkeit von Imponieren, a. während Reiz, b. nach Reizende.

a. Karten-Nr.	anat. Struktur	Tier-Nr.	auslösbar zu:	Reizstärke	Latenz v, k ⁺	z ⁺⁺
4.5	N	♂ 6	85%	.40 mA	40 sec	v -
4.5	POM	♀ 1	80	.27	26	v a
6.0	HA/N	♂ 20	65	.23	16	v a
8.0	CM	♀ 2	65	.11	52	v -
13.0	FPLv/OT	♂ 16	75	.09	38	k a
b.					L.nach Reizende	
8.0	PVH	♂ 10	75%	.27 mA	10 sec	k a
8.0	SMe/AT	♀ 1	80	.11	-	- a
9.0	GL	♂ 18	65	.27	10	v a
9.0	PVH	♂ 10	90	.27	6,5	k -
9.0	LHy/PVH	♂ 11	75	.17	5,5	k -
9.0	LHy/FPM	♂ 21	80	.17	18	v -
10.0	Rt/SRt	♀ 12	80	.27	6	k -
10.0	DLH	♂ 10	65	.13	16	v -
11.0	Pt	♂ 18	85	.11	2,5	k -
11.0	LTP	♀ 1	75	.12	-	- a
12.0	PMm	♂ 16	80	.10	6	k a
12.0	LHy	♂ 10	80	.27	34	k -
13.0	PM1	♂ 18	90	.10	4,5	k -
14.0	SAP/ToS	♂ 8	75	.11	2	k -
15.0	TMV/IpC	♂ 7	70	.11	4	k -
16.0	LoC/IpC	♂ 7	95	.11	7	k a
17.5	LoC	♂ 7	85	.10	7	k a
20.5	RS	♂ 7	85	.09	7,5	k a

v = Reizantwort variabel, k = Reizantwort konstant

++ z zusätzliche Elemente des Imponierens vorhanden

niederer Reizstärke auslösen ließen und

2. der Reiz kurz vor dem Einsetzen der vollen Fluchtreaktion beendet wurde.

Eine geringe Änderung der erforderlichen Reizstärke oder Reizdauer genügte oft, um Kopfnicken nicht mehr auftreten zu lassen. Imponieren scheint sich also bei einem Gleichgewicht zwischen vorausgegangenen neutralen oder aggressiven Erregungen und einer Fluchttendenz einzustellen.

Brach eine Reaktion oder Verhaltenstendenz nach dem Reizende, nach Überdauern oder Umschlagen ab, so nahmen die Tiere selten ihre ursprüngliche Ruhestellung wieder ein, sondern führten entsprechend der vorausgegangenen, reizbedingten Erregungssteigerung Verhaltenssequenzen abnehmender Intensität aus. Diesen Vorgang kann man als Abklingen der Erregung bezeichnen. Meist liefen die Tiere dann herum oder schauten umher und führten dabei häufig Bodenlecken oder Maullecken aus. Bei stärkerer Erregung wurde Umherlaufen auch durch Grabbewegungen ersetzt. Graben ließ sich sogar nach Reizende häufiger auslösen als während des anhaltenden Reizes.

Das Abfallen der Reaktionsintensität vor Reizende wird ebenso wie die Reizgewöhnung nach wiederholter Reizung einem zentralen Adaptationsvorgang zugeschrieben (v. HOLST & v. SAINT PAUL 1960). Dabei treten Verhaltenssequenzen auf, die einem Abklingen, seltener einem Umschlagen entsprechen. Graben oder Imponieren lassen sich jedoch unter Adaptationsbedingungen weniger gut reproduzieren als nach Reizende.

Nicht ausgelöstes Verhalten

Wasser und Futter waren als mögliche Bezugsobjekte für eventuell ausgelöstes Trinken oder Fressen vorhanden. Dennoch war es nicht möglich diese Verhaltensweisen oder Teilakte, wie z.B. Schluckbewegungen auszulösen. Fressen konnte nur einmal gehäuft, jedoch nicht reproduzierbar, als Abklingreaktion beobachtet werden. (Der Reizort lag in der Commissura habenulae.)

Die Mehrzahl der Reizversuche fand im Winterhalbjahr während der Paarungszeit statt. Einige ♂♂ versuchten während dieser

Zeit sowohl mit ♀♀, wie auch mit anderen ♂♂ zu kopulieren. Jedoch konnte Paarungsverhalten trotz anwesendem Artgenossen nicht durch Hirnreiz ausgelöst werden. Von den einzelnen, zugehörigen Verhaltensweisen konnte nur vibrierendes Kopfnicken, allerdings als Bestandteil des ungerichteten⁺ Imponierens, ausgelöst werden.

Kopulationsversuche beginnen mit einem gerichteten, vibrierenden Kopfnicken des ♂, während es auf den Partner zugeht. Es folgen dann normalerweise Aufreiten auf dem Rücken des anderen Tieres, Suchbewegungen mit dem Kopf und Nackenbiss, bei dem die Nackenhaut für die Dauer der Kopulation seitlich festgehalten wird, dann Suchbewegungen mit dem Hinterkörper, bis die Füße den notwendigen Halt haben, Unterschieben des Schwanzes, während das ♀ gleichzeitig die Schwanzwurzel hebt, Ausstülpn des Hemipenis und spezielle Kopulationsbewegungen, die z.T. auch hinterher am Boden reibend ausgeführt werden.

Innerartliches Kampfverhalten (Kommentkampf) konnte ebenfalls nicht durch Hirnreiz ausgelöst werden. Jedoch konnten mit einem kältestarren Tier als Attrappe ohne Hirnreiz die einleitenden, charakteristischen Verhaltensweisen des relativ starren Kampferemoniells bis hin zum eigentlichen Schiebekampf ausgelöst werden.

Der Kommentkampf beginnt gewöhnlich mit Imponieren, das auch in den Kampfpausen ausgeführt wird. Dieses steigert sich zu Breitseit-Drohen mit durchgestreckten Extremitäten, Stolzierung mit fegendem Schwanzschlagen, Umkreisen, das in Antiparallelstellung (← oder →) endet und dann durch den Versuch auf den Rücken des Gegners zu gelangen in T-Stellung übergeht. In dieser Stellung erfolgt dann der Schiebekampf, bei dem das eine Tier mit der Schnauze gegen den hinteren Kopf- bzw. Halsbereich des anderen Tieres drückt, während dieses sich mit dem Vorderkörper und Kopf entgegenstemmt. Umkreisen, Versuche auf den Rücken zu gelangen und Schiebekampf lösen sich ab, bis es einem Tier gelingt aufzureiten. Es folgen dann Suchbewegungen mit dem Kopf und ein reißender Biß quer über den von kräftigen Kegelschuppen geschützten Nacken. Dieser Biß entscheidet den Kampf, oft nach mehrfacher Wiederholung, wenn nicht das unterlegene Tier durch verwundende Bisse (reißende Bisse, Verbeißen und evtl. Schütteln) in die Hinterbeine des aufreitenden Tieres das Blatt wendet.

Von den autonomen Verhaltensweisen war Defäzieren manchmal nach Reizende zu beobachten. Es konnte jedoch ebensowenig, wie das dafür typische Anheben der Schwanzwurzel und die breitbeinige Körperhaltung reproduzierbar ausgelöst werden. Gleiches gilt für den während der Reizung beobachteten Nickhautreflex. Weiter

⁺ "ungerichtetes Imponieren" im Gegensatz zu dem gegen einen Partner "gerichteten Imponieren".

wurden nicht ausgelöst Gähnen, Speichelabsonderung und Niesen. Das Niesen des Grünen Leguans dient dem Entfernen der von der Speicheldrüse gebildeten Salztröpfchen.

II. Anatomische Lokalisation der Reizantworten

Von den 516 explorierten Reizorten sind die charakteristischen Reizantworten in Karten des Leguangehirns symbolisch eingetragen (Abb. 8 bis 12). Die Änderungen einer Reizantwort bei Erhöhung der Reizstärke oder nach Abbruch des elektrischen Reizes kann in den untereinander liegenden Kartenbildern verfolgt werden. Die typisch steigende oder nach Reizende abklingende Sequenz von Reaktionen ist nicht eigens dargestellt, sondern in den Symbolen einer Reizantwort impliziert, so z.B. Aufmerken, Umherschauen, Wendebewegungen, Vergrößern des Körperumrissen oder Augenschließen. Kombinierte Symbole geben - von oben nach unten - den Wechsel der auch die Überlagerung von Reaktionen an, z.B. bei Angriffstendenz.

Die Lage der Symbole entspricht nur annähernd den wirklichen Reizorten, da die Elektrodenspitze eine Länge von 0,5 mm hatte und die Hirnstrukturen sich innerhalb dieses Bereiches schnell ändern können. Es wird im folgenden versucht, Gemeinsamkeiten der Reizantworten innerhalb größerer anatomischer Bereiche aufzuzeigen. Einzelne, seltenere Reaktionen werden ebenfalls aufgeführt.

Abb. 8 bis 12: Anatomische Lokalisation der Reizantworten. (im Querformat zu betrachten) a: Reaktionen während des Reizes; b: Reaktionen nach Reizende. Obere Reihe: Reaktionen bei (nach) niedrigerer Reizstärke; untere Reihe: Reaktionen bei (nach) höherer Reizstärke. Ganz oben: Kartennummern, die den Abstand der Schnittebene vom rostralen Ende des Vorderhirns in mm angeben, darunter Maßstab (1 mm). Die Bezeichnungen der anatomischen Strukturen finden sich in der untersten Reihe; Erläuterung der Abkürzungen siehe Anhang.

Bedeutung der verwendeten Symbole:

- keine Reaktion
- Aufmerken oder Umherschauen
- Kopfwendungen

(Fortsetzung S. 16)

Telencephalon

Für das Vorderhirn läßt sich, soweit es hier untersucht wurde, eine Zunahme der Reaktionsintensität im kaudalen, ventralen Drittel feststellen. Analoges gilt für die Abnahme der Reizschwelle im gesamten Gehirn von vorne nach hinten.

Imponieren konnte im Vorderhirn dreimal nach Adaptation einer vorausgehenden Vermeidungsreaktion (4.5 POM, 6.0 HA/N, 8.0 CM)⁺ und einmal nach Umherlaufen (4.5 N) ausgelöst werden. Reizung im Bereich des medialen Cortex (CM, 1.5 bis 8.0) bewirkte meist nur eine geringe Aktivierung der Tiere. Häufig ausgelöste Reaktionen waren Aufmerken, Kopfwendungen und Augenschließen. Leckreaktionen und Umherlaufen liessen schnell wieder nach, bzw. überdauerten das Reizende nur kurz. Seltener konnten Fluchtreaktionen ausgelöst werden, unter Umständen erst nach langer Latenz (8.0 CM/CDM). In zwei Fällen war mit Vermeidungsreaktionen ein Aufhellen der Körperfärbung verbunden. Verstärkte Atmung oder Graben konnten nicht beobachtet werden, ebensowenig Kehllappen-

-
- Körper- und Extremitätenbewegungen
(Lokomotion, Wendungen, Grabbewegungen u.a.)
 - Leckreaktionen ohne Lokomotion
(Maullecken, Objektlecken)
 - Leckreaktionen mit Lokomotion
(Explorieren)
 - ▽ Vermeidungsreaktionen ohne Lokomotion
(Augen-Schließen, Sich-Abwenden, Sich-Ducken u.a.)
 - ▼ Vermeidungsreaktionen mit Lokomotion
(Zurückweichen, kurze Flucht u.a.)
 - ★ panische Flucht
 - ◇ Vergrößern des Körperrumrisses
(Kehllappen-Ausstellen, Lateral-Abplatten u.a.)
 - ◆ aggressive Abwehr
(Schwanzschlagen, Maulaufreißen mit Zungewölben u.a.)
 - * Imponieren
(Kopfnicken u.a.)
 - ähnliche Reizantwort mehrerer Versuchstiere

⁺ in Klammern: Kartennummer und Abkürzung der anatomischen Struktur die dem Reizort entsprach oder benachbart war.

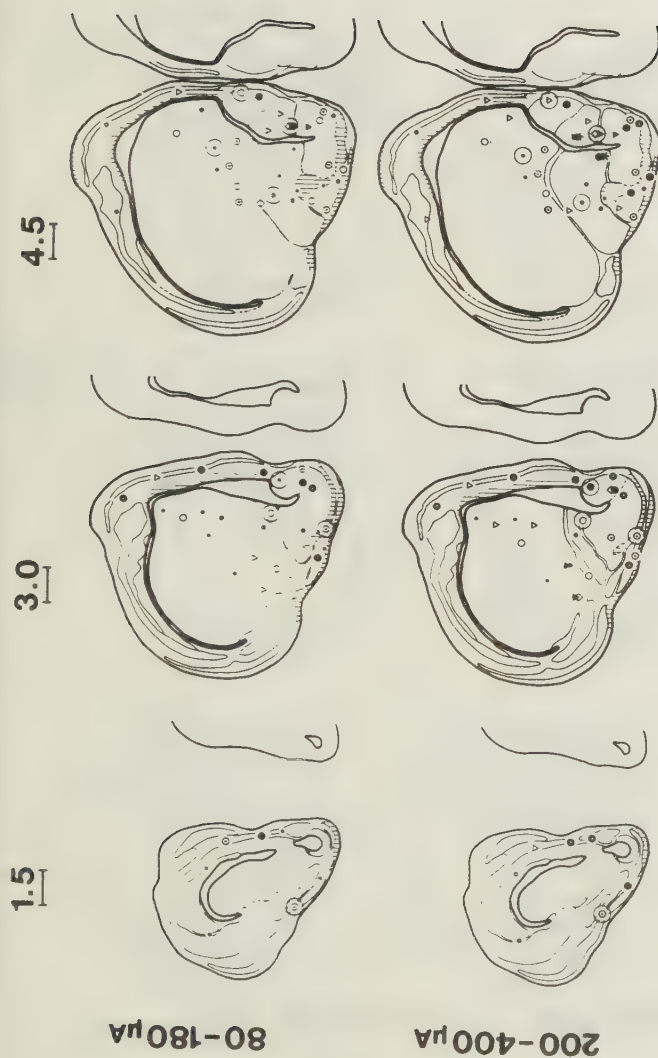
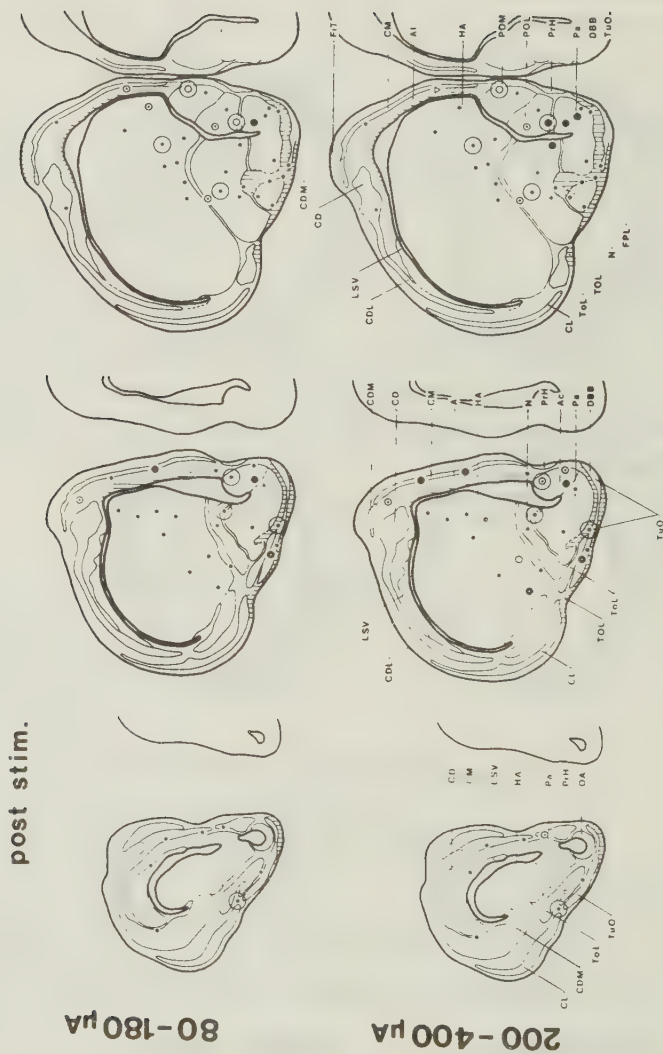


Abb. 8a: rostrales Telencephalon



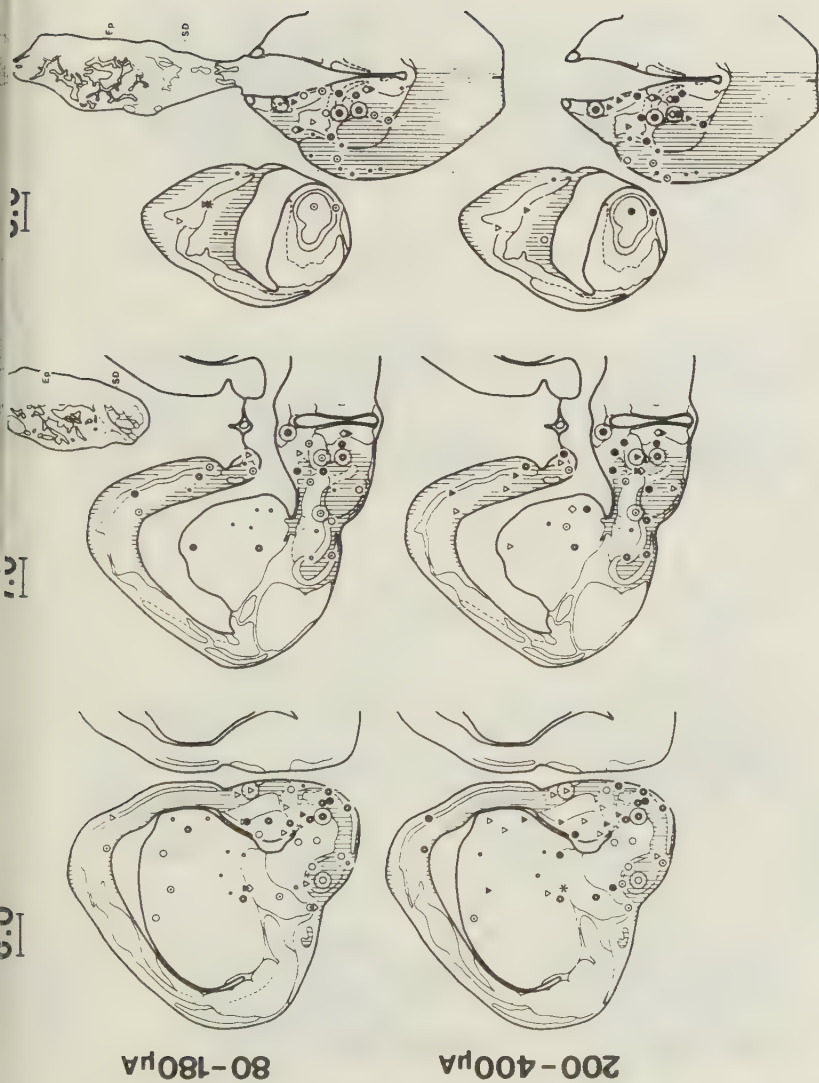
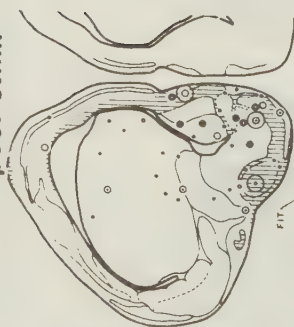


Abb. 9a: caudales Telencephalon, präoptische Region.

post stim.

80-180 μ A



200-400 μ A

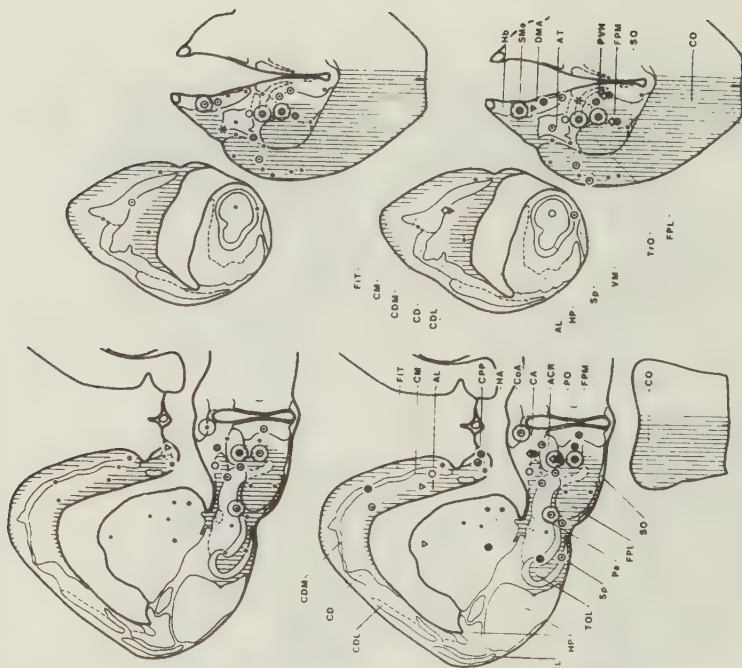
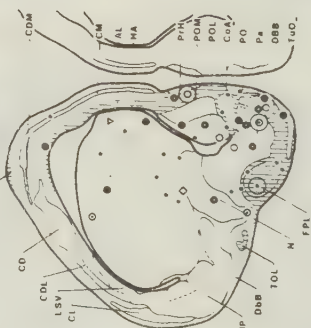


Abb. 9b

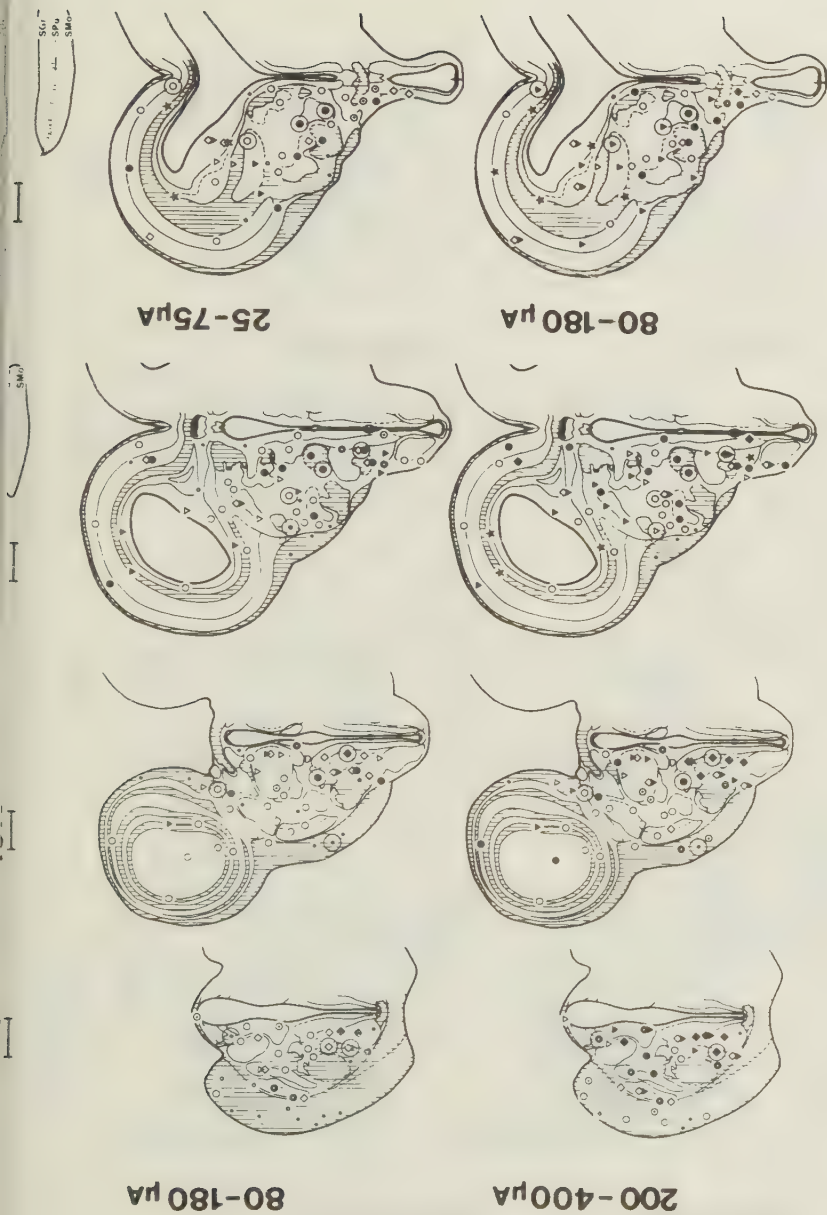


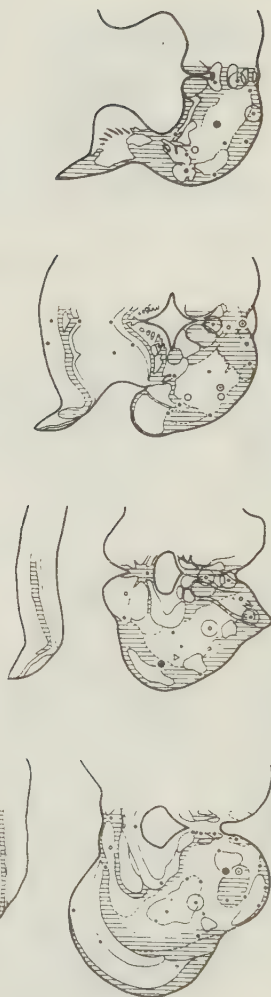
Abb. 10a: Diencephalon, Tectum opticum.



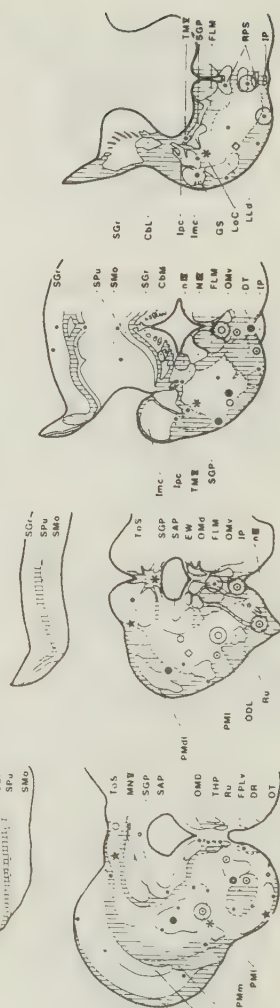
Abb.11a: Mesencephalon, Cerebellum.

post stim.

25-75 μ A



80-180 μ A



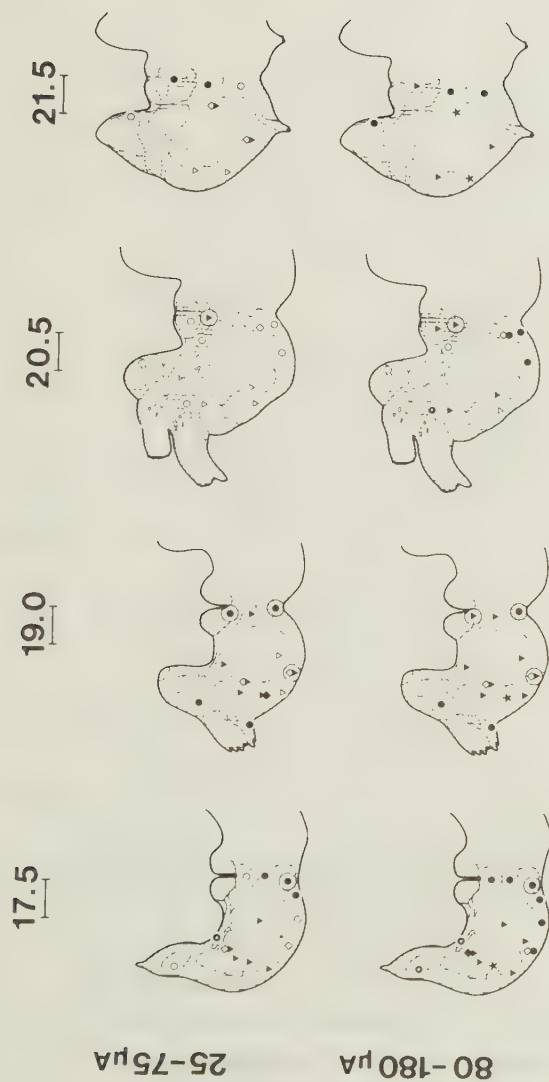


Abb.12a: Medulla oblongata

Ausstellen, Lateral-Abplatten und aggressive Reaktionen höherer Intensität.

Noch geringer als in corticalen Strukturen, war die reizbedingte Aktivierung im Bereich des Hyperstriatum anterior (HA, 3.0 bis 7.0), des Neostriatum (N, 3.0 bis 6.0) und des lateralen Vorderhirnbündels (FPL, 4.5 bis 8.0). Entsprechend selten überdauerte die Reizantwort. Häufig konnten überhaupt keine Reaktionen oder nur Aufmerken, Umherschauen oder Kopfwendungen ausgelöst werden. Leckreaktionen und Umherlaufen ließen abgesehen von zwei Reizorten (4.5 N u. 4.5 N/TOL) immer schnell nach. Vermeidungs- und Fluchtreaktionen gingen mit einer etwas größeren Aktivierung der Tiere einher, was sich auch an den nachfolgenden Abklingreaktionen zeigte. Imponierreaktionen wurden u.a. mehrfach im medioventralen Bereich an der Grenze des Hyperstriatum zum Neostriatum (3.0, 4.5, 6.0) ausgelöst. Bis auf zwei Fälle im kaudalen Teil des Hyperstriatum wurde keine verstärkte Atmung beobachtet, ebensowenig Aufhellen. An einem Reizort (6.0 FPL/DBB) wurde bei einem ♀ Abwehrschlagen und -schütteln ausgelöst.

Intensive Leckreaktionen, insbesondere Explorieren, verstärkte Atmung und als Abklingreaktion Graben, lassen sich in einem Bereich auslösen, der sich vom medialen Paläostriatum (Pa, 3.0 bis 6.0) bis in den Hypothalamus hinein erstreckt. Aber auch für die "olfaktorischen" Strukturen (TuO, ToL, 1.5 bis 6.0 und Sp, 7.0 und 8.0) sind Leckreaktionen charakteristisch. Diese Reaktionen überdauerten häufig, ebenso wie Umherlaufen, das Reizende. Kehllappen-Ausstellen (bei einem Tier) und Fluchtreaktionen ließen sich im dorsalen Teil des Paläostriatum, an der Grenze zur septalen Region auslösen. Imponieren wurde nur vereinzelt, aggressive Abwehr nie ausgelöst.

Beim Vergleich der Reizantworten des septalen Bereichs (POL, POM, 4.5 und 6.0) mit denen des Paläostriatum zeigt sich, daß nach Reizende ähnliche Reaktionen zu beobachten sind, während des Reizes aber die Vermeidungs- und Fluchtreaktionen die neutralen überwiegen. Verstärkte Atmung war eine beiden Bereichen gemeinsame Begleiterscheinung, während im septalen Bereich Aufhellen der Hautfärbung und auch agonistische Reaktionen (4.5 POL) ausgelöst wurden.

Diencephalon

Die in der präoptischen Region (7.0 : PO, ACR, FPM, CA, CoA) ausgelösten Reizantworten weisen die gleichen Elemente auf, wie die Reizantworten im frontal anschließenden septalen und paläostriären Bereich. Charakteristisch hierfür sind Leckreaktionen, Explorieren und verstärkte Atmung. Vermeidungs- und Fluchtreaktionen, Aufhellen und Imponierreaktionen niederer Intensität ließen sich ebenfalls auslösen. Letztere konnten sich als Umschlagreaktion nach Reizende kurzzeitig sogar zu Maulaufreißen steigern (7.0 ACR). Die übrigen Reaktionen nach Reizende waren vorwiegend Leckreaktionen, Umherlaufen und z.T. Graben.

Reizung im Hypothalamus (8.0 bis 12.0: PVH, VHy, DLHy und LHy) und lateral davon (FPM, 8.0 bis 10.0) bewirkte fast immer eine starke Aktivierung der Tiere, die auch bei niedrigeren Reizintensitäten über das Ende der Reizung hinaus anhielt. Zeichen dafür waren auch die verstärkte Atmung, die sich bis zu Fauchen intensivierte, und die Aufhellung der Körper- und Extremitätenfärbung bis zum "Weiß-Werden" des Kopfes.

Aggressive Abwehrreaktionen, wie Maulaufreißen mit Zunge-Wölben, Schnappen und Schwanzschlagen ließen sich, bis auf wenige Ausnahmen (9.0 DLA/DM, 11.0 SGC/SGF, 14.0 -/PML, 17.5 LoC, 19.0 LS) nur im Bereich des Hypothalamus auslösen. Aber auch Imponierreaktionen niederer Intensität erhielt man hier häufiger als in anderen Hirngebieten. Fluchtreaktionen waren oft noch von vorausgegangenem Kehllappen-Ausstellen und Lateral-Abplatten überlagert. In einigen Fällen ließen sie sich in maximale Flucht (10.0 DLHy und 11.0 LHy) überführen. Augenschließen wurde nicht beobachtet. Neutrale Reaktionen waren vor allem Leckreaktionen und Wendungen.

Bei agonistischen Reaktionen kam es bei Reizende meist zum Umschlagen der Fluchttendenz, das bei geeigneter Wahl der Parameter in einigen Fällen zu vollständigem Imponieren führte (9.0 : PVH, LHy/PVH, LHy/FPM, 10.0 DLH und 12.0 LHy). Häufigste Abklingreaktionen waren wie oben Umherlaufen, Graben und Leckreaktionen.

Sehr verschieden von den Reizantworten des hypothalamischen Bereiches sind die Reaktionen, die im Bereich des ventralen

Thalamus (9.O und 10.O : VLT, VMT, FPLd) und seinem kaudalen Übergangsgebiet zum Nucleus profundus des Mittelhirns (PMm) ausgelöst wurden (11.O FPM, GPT und Bereich dazwischen, 12.O : medialer diffuser Bereich des PMm, IS). Es sind neutrale Reaktionen, die meist nur kurz überdauerten. Im Gebiet des ventralen Thalamus herrschten Drehbewegungen des Kopfes und Körpers um die Längsachse vor, die im Profundusbereich mehr von extremen Heben des Vorderkörpers und Kopfes abgelöst wurden. Zurückwenden des Kopfes über die Schulter ließ sich ebenfalls auslösen.

Reizung im vorderen, lateralen Bereich des Thalamus (8.O AT, 9.O Ov, 9.O und 10.O GL) bewirkte ebenso wie im mediodorsalen Bereich (8.O bis 12.O : DMA, DLA, DM, Rt, MTL, LTP) und dem Gebiet des Nucleus praetectalis (12.O PT) eine stärkere, häufig agonistische Aktivierung der Tiere, die bei höherer Reizstärke auch nach Reizende noch anhielt. Während im vorderen Teil des Thalamus mit Lecken verbundene Reaktionen noch relativ häufig ausgelöst wurden, fehlten sie im übrigen Gebiet weitgehend. Unter den ausgelösten neutralen Reaktionen waren Wendungen und Kreisgehen häufiger als Umhergehen und Umherschauen. Am häufigsten wurden Flucht- und Vermeidungsreaktionen ausgelöst. Aggressive Abwehrreaktionen waren im Thalamusbereich nur einmal (8.O SNE/AT), Imponierreaktionen niederer Intensität jedoch öfter zu beobachten.

Erstarren (8.O AT, 10.O Rt/THP) und nachfolgende maximale Flucht (10.O Rt) waren ebenso wie der Wechsel von verstärkter Atmung und Atemstillstand, wie unvollständiges Ausstellen des Kehllappens und die Umschlagreaktionen nach Reizende symptomatisch für den ambivalenten Charakter der beobachteten Reizantworten. Auch Imponieren ließ sich nach Reizende mehrfach hervorrufen (8.O SMe/AZ, 9.O GL, 10.O Rt/SRt, 11.O Pt, 11.O LTP). Aufhellung war nur bei starker Erregung (z.B. 11.O PT), Graben nur an einem Reizort (8.O DMA) zu beobachten.

Auffallend gering war die Aktivierbarkeit der Tiere durch Reizung des Tractus opticus (TrO). Wenn überhaupt eine Reaktion ausgelöst wurde, so beschränkte sie sich mit einer Ausnahme (11.O TrO) auf neutrale Reaktionen niederer Intensität.

Mesencephalon, Medulla oblongata und Cerebellum

Im Bereich des Tectum opticum (10.0 bis 13.0 : SOP, SGC, SAC, SGP, SAP, 10.0 LMe) ließen sich ebenso wie im Bereich des Nucleus geniculatus praetectalis (10.0 GPT) vorwiegend Wendebewegungen des Kopfes und des Körpers auslösen, denen Augenbewegungen vorangingen. Kopfsenken trat bevorzugt im rostrobasalen Teil des Tectum auf; kontralaterale Wendungen herrschten im medialen Teil und ipsilaterale im lateralen Teil des Tectum vor. In der Nähe der Tectumkommissur (12.0 SGF/SGC) alternierten die ausgelösten Kopfbewegungen. Fluchtreaktionen und maximale Flucht erhielt man häufig, besonders in tieferen Tectumschichten. Agonistische Reaktionen ließen sich sowohl superfiziellen (12.0 SGF), wie auch periventrikulären Schichten (11.0 SGP/SAP, 12.0 SAP und ToS, 13.0 SGP) zuordnen. An einem Reizort (11.0 SGC/SGF) konnte sogar aggressive Abwehr ausgelöst werden.

Nicht auslösen ließen sich Leckreaktionen, Aufhellen der Körperfärbung, Imponieren und Graben. Änderungen der Atmung ließen sich jedoch z.T. im periventrikulären Bereich (12.0 bis 14.0) beobachten. Mit Reizende brachen die meisten Reaktionen ab. Nur Kehllappen-Ausstellen zeigte - auch weiter kaudal im Hirnstamm - eine Tendenz zum Überdauern.

Viele der im Tegmentum und in der Medulla oblongata ausgelösten Reaktionen wirkten unnatürlich, so z.B. Verdrehen des Kopfes, Abspreizen von Beinen (15.0 Ipc), enges Kreisgehen (17.5 LLd, 19.0 LS), rückwärts Kriechen (FLM : 19.0, 20.5, 21.5), Hervortreten des Auges (17.5 LLd) und einseitiges Ausstellen der Kehlwanne (17.5 RPS, 19.0 nVm und TM V, 21.5 TS).

Besonders häufig ausgelöst wurden Vermeidungs- und Fluchtreaktionen im Bereich des Nucleus profundus mesencephali (12.0 bis 14.0 : PMm, PMl, PMdl) und kaudal anschließend bis in den Bereich der Formatio reticularis (17.5 bis 21.5). Am ventrolateralen Rand dieses Gebietes liegt eine Kette von Reizorten, von denen agonistische Reaktionen zu erzielen waren. Imponieren konnte hier während des Reizes einmal (13.0 FPLv/OT) und nach Reizende mehrfach (12.0 PMm, 13.0 PMl, 20.5 RS) ausgelöst werden. Dagegen ist die Aussagekraft der mehr dorsal gelegenen Reiz-

orte (13.0 bis 19.0) von Imponieren und aggressiven, bzw. agonistischen Reaktionen etwas gemindert, da sie sich nur aus dem Trakt einer einzigen Elektrode (♂ 7) ergab.

Von ventralen und mittelliniennahen Strukturen ließen sich bevorzugt neutrale Reaktionen, wie z.B. Umherlaufen auslösen. Neben Augen- und Kopfbewegungen entstanden im Okulomotoriusbereich (13.0 bis 15.0 Omd, OMv, n III) auch intensive Leckreaktionen. Reizantworten aus dem Bereich der Raphekerne (16.0 bis 21.5 RPS, RPM, RPI) bestanden vor allem aus eiligem Umherlaufen, aber auch aus Kreisgehen und "Schwimm"-Bewegungen. Die starke motorische Aktivität überdauerte den Reiz jedoch meist nur für kurze Zeit.

Weitere in der Medulla oblongata ausgelöste Reaktionen sind "Ekel"-Schütteln, Maulwischen und Maulsäubern (19.0 n Vm, 20.5 TS V/n VII m), Augenbewegungen (20.5 N VI) und Aufhellen der Körperfärbung (19.0 LLd/LS). Nach Reiz konnten als Abklingreaktionen gelegentlich Maultecken und Graben (19.0 RMS) beobachtet werden.

Vom Cerebellum (15.0 SGr, SPu, SMO) wurden Umherschauen, Kopf- und Körperwendungen, mehrfaches Schließen und Öffnen des Mauls, Tremor und plötzliches Zucken mit den Extremitäten, das sich auch gelegentlich bei nicht gereizten Tieren beobachten läßt, ausgelöst. Die Reaktionen überdauerten das Reizende nicht.

DISKUSSION

Die neuralen Mechanismen, die für die Koordination einer ausgelösten Verhaltensweise verantwortlich sind, sind für die Verhaltens- und Hirnforschung von grundlegender Bedeutung und werden seit deren Anfängen diskutiert (HESS 1932). Sie können theoretisch auf verschiedene Art erregt werden:

- direkt

durch Reizung motorischer Strukturen, wie z.B. motorische Nervenfasern, oder neuraler Triggermechanismen für stereotype Verhaltensmuster (WILLOWS & HOYLE 1969)

- indirekt

- durch Vermittlung sensorischer Eindrücke, wie z.B. Schmerz-

- empfindungen oder Halluzinationen (PENFIELD & ROBERTS 1959)
- durch spezifische Motivationsänderungen, die die Auslöschschwelle für bestimmte Verhaltensweisen senken (vgl. ROBERTS 1969)
 - durch eine unspezifische Erregungssteigerung, die arttypische oder individuell bevorzugte Reaktionen (prepotent reactions) hervorruft (VALENSTEIN 1969).

Eine klare Entscheidung für eine der aufgezählten Möglichkeiten ist bisher nur in wenigen Fällen möglich. Dennoch hängt die funktionelle Bedeutung, die einer neuroanatomischen Struktur auf Grund des Reizexperiments zugemessen werden kann, letztlich davon ab.

Aufmerken und Umherschauen (°) sind Verhaltensweisen, die bei überraschender Änderung von Umweltreizen eintreten. Sie sind in so gut wie allen Bereichen des Vorderhirns, Zwischenhirns und Hirnstamms mit der jeweils geringsten Reizstärke auslösbar (siehe Abb. 8 bis 12). Vergleichbar mit diesem Verhalten ist der bei Katzen von vielen Hirnstrukturen auslösbare "orienting response". Um zu klären, ob es sich dabei um unspezifische Reaktionen oder um die direkte Erregung eines "arousal"-Mechanismus handelt, führten URSIN et al. (1967) erfolgreich Habitationsversuche durch.

Einseitig gerichtete Wendebewegungen sind beim Leguan ein Bestandteil der meisten Reizantworten und auch von vielen Hirnstrukturen auslösbar. Sie sind oft ein unspezifischer Effekt der Reiztechnik, durch die die eine Gehirnseite stärker erregt wird als die andere. In der Regel dürfte dabei eine sensorische Erregung überwiegen, da sich das Tier bei einsetzender Fluchtreaktion in die entgegengesetzte Richtung wendet.

In Übereinstimmung mit KEATING et al. (1970) wurde beobachtet, daß vom Telencephalon ausgelöste Fluchtreaktionen nach ipsilateral gerichtet sind. GOODMAN & SIMPSON (1960) beschreiben ausschließlich ipsilaterale Wendungen bei Reizung von Cortex und dorsalem Striatum des Alligators. Es dürfte sich dabei, besonders wegen der angewandten hohen Reizstärken, ebenfalls um Flucht- bzw. Vermeidungsreaktionen gehandelt haben.

Vom Tectum opticum des Grünen Leguan lassen sich, wie bei allen bisher untersuchten Vertretern der Vertebraten koordinierte Wendebewegungen von Auge, Kopf und Körper (O;●) auslösen. Diese entsprechen in Übereinstimmung mit der retinotopischen Organisation des Tectum Fixierungsversuchen eines optischen Reizes (GOODMAN & SIMPSON 1960, HERIC & KRUGER 1965).

BELEKHOVA & KOSAREVA (1971) beschreiben auf Grund elektro-physiologischer Experimente an Schildkröten eine nach kaudal ausgedehnte, ventrothalamische Zone, die vorwiegend somato-sensorische Information empfängt. Beim Leguan findet sich ein ähnlich gelegenes Gebiet, von dem sich typische "neutrale Reaktionen" (siehe S.5), insbesondere axiale Drehbewegungen und Aufwärtsbewegungen des Vorderkörpers auslösen lassen. Auch bei Fischen (FIEDLER 1967), Vögeln (PUTKONEN 1967) und Katzen (HASSLER 1960) wurden beide Reaktionsformen von gut vergleichbaren Reizorten ausgelöst. Eine cerebelläre oder vestibuläre Beteiligung an diesen Reaktionen ist wahrscheinlich. Jedoch konnte im Gegensatz zum Alligator (SCHAPIRO & GOODMAN 1969) beim Leguan kein seitliches Überrollen vom Cerebellum ausgelöst werden.

Die Leckreaktionen (○;●) des Grünen Leguan dürften ebenso wie das Züngeln von Schlangen und Eidechsen primär der Beförderung von Geruchspartikeln in das Jakobson'sche Organ dienen, das im Gaumendach liegt und eine Öffnung zum Mundraum hat. Der accessorische Riechnerv verbindet dieses mit dem Nucleus sphaericus (HALPERN 1973), einer nur den Squamaten eigenen Struktur im kaudalen Vorderhirn. Leckreaktionen, die im Vorderhirn, insbesondere im Bereich des Nucleus sphaericus (Sp, 7.0 und 8.0)⁺ ausgelöst wurden, können daher zwanglos auf sensorische Reizeffekte ("Geruchshalluzinationen") zurückgeführt werden. Auch vom Zwischenhirn und Okulomotoriusgebiet (OMv, 14.0 und 15.0) lassen sich Leckreaktionen auslösen. Reizorte, die eine Verbindung zu den die Zungenmuskulatur innervierenden Hirnnerven X und XII herstellen, wären von besonderem Interesse, konnten

⁺Die in Klammern gesetzten Ziffern und anatomischen Abkürzungen beziehen sich auf Abb. 8 bis 12 und den Hirnatlas im Anhang.

jedoch nicht gefunden werden.

Maullecken und Objektlecken (©) treten häufig zu Beginn einer Reizantwort oder als Abklingreaktion bei Reizadaption oder nach Reizende auf. Bei nicht gereizten Leguanen beobachtet man diese Verhaltensweisen u.a. im Anschluß an eigene Verhaltensaktivitäten, wie Kopfnicken, und nach geringfügiger Erregung, z.B. durch das Vorbeilaufen eines Artgenossen. Diese Tatsachen legen die Erklärungsmöglichkeit nahe, daß Leckreaktionen auch durch unspezifische Erregungssteigerung ausgelöst werden. Dafür spricht ebenfalls die weitgestreute Auslösbarkeit von Reizorten, die z.T. keine unmittelbare Verbindung zu olfaktorischen, bzw. zungenmotorischen Strukturen besitzen, wie z.B. der Tractus opticus (TrO, 8.0 bis 10.0).

Ein gutes Beispiel für die unspezifische Auslösbarkeit einer artspezifischen Reaktion von den unterschiedlichsten Hirnstrukturen ist das Gähnen der Fische (FIEDLER 1968). Interessanterweise konnte RASA (1971) zeigen, daß dieses allein durch die Diskrepanz von hohem Erregungsgard und geringer Bewegungsaktivität bewirkt werden kann.

Auch die zumeist nach Reizende beobachteten, stereotypen Grabbewegungen lassen sich besser als unspezifische Reaktionen erklären - ausgelöst durch das Nachwirken einer starken Erregung - als durch spezifische Motivationsänderungen, da es ohne Einfluß blieb, ob neutrale oder agonistische Reaktionen vorausgegangen waren. Die meisten Reizorte lagen in dem vom Septum bis in den Hypothalamus (4.5 POM und POL bis 12.0 LHy) reichenden Gebiet starker, lang anhaltender Erregbarkeit. Verstärkte Atmung und die für starke Erregung typische Aufhellung der Körperfärbung sind hier gleichfalls kennzeichnende Reaktionen. Die gemeinsame Struktur ist das mediale Vorderhirnbündel (FMP), das auch bei Säugetieren Reizorte affektiver Reaktionen miteinander verbindet (JÜRGENS und PLOOG 1970, OLDS 1963). Allerdings lassen sich beim Leguan im kaudalen Ast des FMP keine das Reizende überdauernden Reaktionen auslösen.

Das Imponieren (*) entzieht sich ebenso wie das Graben dem direkten Zugriff des Hirnreizes. Es stellt sich entweder nur mit langer Latenz oder nach Reizende ein. Sein essentieller

Bestandteil ist das stereotype Kopfnicken, das als Distanzsignal wahrscheinlich Arterkennungs- und Reviermarkierungsfunktionen hat (vgl. HUSAKER 1962, KÄSTLE 1963). Bei aggressiven Interaktionen wird das Imponieren gegen den Partner gerichtet und das Kopfnicken hat dann, auf kurze Entfernung, mehr den Charakter einer Drohung. Imponieren unterliegt jahreszeitlichen Häufigkeitsschwankungen und kann sogar ohne erkennbare Außenreize spontan ablaufen. Eine unspezifische Auslösung ist daher, wie bei den Leckreaktionen, durch leichte Irritationen, aber auch durch Hirnreiz möglich. Dafür spricht die Streuung der Reaktion über viele Hirnstrukturen, die gehäufte Auslösbarkeit bei einzelnen Versuchstieren und, besonders im Vorderhirn, die Variabilität und die langen Latenzen der Reizantwort (vgl. Tab. 1). Andererseits lassen sich die konstantesten Reizantworten und die kürzesten Latenzen nach Reizende (2 sec) erzielen, wenn der Hirnreiz kurz vor Einsetzen der Fluchtreaktion abgebrochen wird und eine starke neutrale oder aggressive Erregung vorausgegangen war. Imponieren wird hier also geradezu lehrbuchhaft durch einen Motivationskonflikt ausgelöst, bei dem sich Flucht-tendenz und vorausgegangene Erregung die Waage halten (TINBERGEN 1951).

Vorwiegend nach Reizende kann beim Hahn Krähen ausgelöst werden (v. HOLST & v. SAINT PAUL 1960, PUTKONEN 1967, PHILLIPS et al. 1972) und beim Totenkopfpaffen Bellen (JÜRGENS mdl. Mitteilung). Krähen erfüllt im Sozialverhalten der Hühner ähnliche Funktionen, wie das Kopfnicken bei Leguanen; während Bellen eine Vokalisation ist, die aus sicherer Warte gegen angsterregende Objekte gerichtet wird.

Gegen Artfeinde verteidigt sich der Grüne Leguan in einer besonderen Drohhaltung durch gezielte Schwanzschläge und Schnappen, wobei er meist noch faucht. Diese aggressive Abwehr (◆) - ein sehr komplexes Verhalten - wurde mit wenigen Ausnahmen nur im Hypothalamus (8.0 bis 12.0) ausgelöst. Das Schwanzschlagen war dann ins Leere gerichtet, während Schnappen nur unter besonderen Umständen - gegen das eigene Hinterbein - zu beobachten war.

Auch im Hypothalamus von Säugetieren und Vögeln läßt sich Drohen zusammen mit Angriffsintentionen ohne vorhandene Bezugsobjekte

wie andere Tiere oder Attrappen, auslösen (HESS 1954, ROBERTS et al. 1967, PUTKONEN 1967, MALEY 1967). Die Annahme einer motivationsspezifischen Auslösung dieser bei den einzelnen Tierarten sehr verschieden aussehenden Verteidigungsreaktion ist naheliegend, zumal keine zusätzlichen Außenreize, die selbst motivierend wirken könnten, zu seiner Ausprägung nötig sind. Allerdings ist der Reiz "Artfeind" auch wesentlich unspezifischer als der Reiz "Futter" oder der Reiz "Artgenosse", da beim Leguan irgendein genügend großes, bewegtes Objekt, z.B. ein von unten nach oben bewegter Putzklumpen genügt, um aggressive Abwehr bzw. Augenschließen oder Flucht hervorzurufen.

Sind Bezugsobjekte vorhanden, so lassen sich nicht nur bei Vögeln und Säugetieren, sondern auch im Hypothalamus von Fischen (DEMSKI & KNIGGE 1971) gerichtete Angriffe auslösen. Von präoptischen oder telencephalen Strukturen konnten diese jedoch nicht - im Gegensatz zu Vögeln und Säugetieren - bei den bisher mit Hirnreiz untersuchten Fischen (FIEDLER 1968, DEMSKI & KNIGGE 1971, SAVAGE 1971) und Reptilien (KEATING et al. 1970) ausgelöst werden. Beim Leguan lassen sich jedoch Imponiereaktionen (◇;*), die als Anzeichen einer aggressiven Erregung gewertet werden können, auch rostral vom Hypothalamus auslösen.

Für Vermeidungs- und Fluchtreaktionen (▽;▼) ist eine funktionelle Zuordnung zu bestimmten anatomischen Strukturen nur schwer vorzunehmen. Zudem ist Augenschließen (▼) eine Reaktion, die stark von dem jeweiligen Erregungsniveau des Tieres abhängt. Bei dunkelgefärbten, lethargischen Tieren genügen z.B. geringe äußere Reize, um die Auslöseschwelle zu überschreiten. Eine unspezifische Auslösung ist daher, besonders wenn keine Fluchtreaktionen nachfolgen, möglich. Von den tiefen Schichten des Tectum opticum ausgehend läßt sich jedoch durch das ganze Mittelhirn ein Gebiet verfolgen (12.0 bis 15.0), in dem maximale Flucht (★) bei niedriger Reizstärke auslösbar ist. Diese bricht meist unmittelbar mit Reizende ab⁺, obwohl man angesichts ihrer Heftigkeit ein langes Überdauern erwarten würde. Anders im Septum, dem medialen Paläostriatum, der präoptischen Region und

⁺ Das Abbrechen nach Reizende ist offenbar für alle Reizversuche im Mittelhirn charakteristisch - auch bei Primaten (PLOOG mtl. Mitteilung).

im Hypothalamus; dort überdauert die ausgelöste Erregung oft viel länger, als es die Reaktionsintensität selbst erwarten ließe. Kaudal des Mittelhirns ließen sich lang überdauernde, im wesentlichen neutrale Reaktionen nur noch vom Gebiet der Raphekerne auslösen.

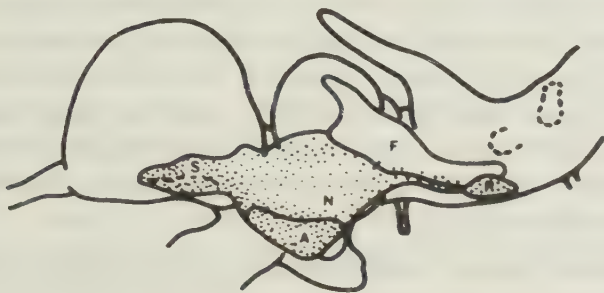


Abb. 13: Sagittales Schema der Reaktionsgebiete. A = aggressive Abwehr, Hypothalamus; F = maximale Flucht, Mittelhirn; N = axiale Drehbewegungen und Heben des Vorderkörpers, ventraler Thalamus; punktiert = starke Erregung, (S = Septum, R = Raphe).

V. HOLST & v. SAINT PAUL (1960) berichteten, daß sie so gut wie alle bekannten Verhaltenweisen der Hühner mittels Hirnreizung auslösen konnten. PHILLIPS & YOUNGREN (1971) hatten ihre Untersuchungen mit der Absicht begonnen, diese Ergebnisse zu bestätigen. Es gelang ihnen jedoch nicht, Fressen, Trinken, Sexualverhalten und verschiedene andere Verhaltensweisen, die komplexen Charakter haben, reproduzierbar auszulösen. Auch PUTKONEN (1967) beschreibt im wesentlichen nur einfache motorische, agonistische und autonome Reaktionen und Vokalisationen.

Bis auf einige autonome Reaktionen, wie z.B. Salivation, findet sich beim Grünen Leguan ein Spektrum auslösbarer Reaktionen, vergleichbar dem der Hühner PUTKONENS und PHILLIPS & YOUNGRENs. Motivationsgebundene Verhaltensweisen, die normalerweise bestimmte Bezugsobjekte zu ihrer Ausprägung benötigen, wie Fressen, Trinken, Paarungsverhalten und Kommentkampf konnten nicht - auch nicht als Bruchstücke - unter Reizbedingungen beobachtet werden.

Für die Auslösbarkeit von Verhalten werden die technischen Voraussetzungen, wie die Größe der Elektroden, die Reizparameter und die gleichmäßige und ausreichende Explorierung der anatomischen Strukturen seit der grundlegenden Methodenarbeit von

HESS (1932) diskutiert. Neuere Beiträge zu diesem Problem lieferten MacLEAN & PLOOG (1962), ROBERTS (1969), PHILLIPS (1971) und PHILLIPS et al. (1972).

Beim Leguan könnten auch die fast immer mitinduzierten Wendebewegungen von Auge, Kopf und Körper die gereizten Tiere daran gehindert haben, ihr Verhalten gegen eines der im Käfig vorhandenen Bezugsobjekte, wie Artgenosse, Futter oder Wasser zu richten. Für diese Möglichkeit spricht auch, daß aggressiv erregte Tiere nach dem eigenen Hinterbein schnappten, da dieses trotz bzw. gerade wegen der Wendebewegung und Kopfhaltung in ihrem Gesichtskreis blieb.

Interne, hormonelle bzw. homöostatische Faktoren haben bekanntlich Einfluß auf die jeweilige Reaktionsbereitschaft eines Tieres. Es ist daher denkbar, daß der Sexualhormonspiegel zusammen mit dem Hirnreiz nicht ausreichte, um die Auslöseschwelle für Kopulationsverhalten genügend zu senken, obwohl die meisten Versuche zur Zeit spontaner Kopulationen durchgeführt wurden. Analog dazu war eventuell die natürliche Fress- und Trinkbereitschaft nicht hoch genug, um durch den Hirnreiz entscheidend beeinflusst zu werden. Grüne Leguane können nämlich, wie viele Reptilien, tagelang spontan, ohne äußerlich erkennbare Beinträgung auf Futter- und Wasseraufnahme verzichten.

Schließlich könnten analog zu den Befunden von EBBESSON et al. (1972) - nach denen sich die sensorischen Projektionsgebiete in der aufsteigenden Wirbeltierreihe umso weniger überlappen, je stärker spezialisiert und entwickelt die peripheren Sinnesorgane sind - die neuralen Mechanismen des motivationsspezifischen Verhaltens mit zunehmender Entwicklung und Spezialisierung voneinander separieren, wodurch bei den höheren Wirbeltieren motivationale Mechanismen spezifischer erregt werden können, als beim Reptil. So läuft auch die Differenziertheit der vom motorischen Cortex der Säugetiere ausgelösten Bewegungen parallel mit der Entwicklung des motorischen Apparates und der Separierung der motorischen Projektionsgebiete (WOOLSEY 1965).

ROBERTS et al. (1967) unternahmen die Hirnreizversuche am Opposum in der Annahme, die Funktionsmechanismen des motivationspezifischen Verhaltens könnten bei einem primitiven Säugetier

einfacher sein und daher leichter analysiert werden als bei Säugetieren mit einem größeren Neocortex. Auch das Konzept des "triune brain" von MacLEAN (1962/70) impliziert eine solche Annahme für das "reptilian brain".

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, daß Abwehr- und Fluchtverhalten im Gehirn eines Reptils ähnlich wie in dem Gehirn höherer Wirbeltiere repräsentiert sind, jedoch eine Differenzierung bzw. Zuordnung der Reaktionen zu einzelnen anatomischen Strukturen nicht einfacher ist als bei diesen. Die indirekte Auslösbarkeit des Imponierens und das Fehlen vieler motivationsspezifischer Verhaltensweisen lassen schließen, daß der elektrische Hirnreiz die für diese komplexen Reaktionen hypothetischen Triggermechanismen nicht direkt erregen bzw. natürliche Reizkonfigurationen nur schwer reproduzieren kann.

Eine Auslösung im Sinne von VALENSTEINs "prepotency"-Hypothese (1969) durch allgemeine Erregungssteigerung muß für alle motorischen Reaktionen in Betracht gezogen werden, die im Reizversuch als Abklingreaktionen beobachtet werden und beim ungereizten Tier häufig "spontan" oder nach unspezifischen Reizen auftreten, wie z.B. die Leckreaktionen. Allerdings können auch sensorische Eindrücke wie Geruchsempfindungen, Schmerz oder optische Illusionen durch den Hirnreiz bewirkt werden, die wiederum Reaktionen wie Lecken, Flucht u.a. begünstigen oder hervorrufen.

Es besteht die Möglichkeit, daß motivationale Prozesse an der Auslösung der aggressiven Abwehrreaktion im Hypothalamus und am indirekten Zustandekommen des Imponierens beteiligt sind. Beide Reaktionen haben eine enge Beziehung zu Fluchtreaktionen. Aggressive Abwehr könnte auch durch die Illusion eines größerwerdenden Objektes, d.h. durch einen zunehmend aversiven Reiz, der aber unter der Fluchtschwelle bleibt, ausgelöst werden. Die treibende Kraft für die Abwehr wäre die ebenfalls ausgelöste, starke Erregung. Für die reproduzierbare Auslösung von Imponieren nach Reizende ist die Auslösung einer Fluchttendenz Voraussetzung. Sie hat, wie man im Experiment deutlich sehen kann, einen hemmenden Einfluß auf die vorangegangene Verhaltensaktivität. Es ist anzunehmen, daß die angestaute Erregung dann durch Imponieren im Sinne einer Übersprungsreaktion abgeleitet wird. Diese

Interpretation würde auch das während des Reizes ausgelöste Imponieren mit einschließen⁺. An Stelle eines spezifischen motivationalen Mechanismus für aggressive Abwehr und Imponieren könnte also auch das Zusammenwirken der erhöhten Erregungslage und der fluchtinduzierenden Wirkung des Reizes als auslösende Ursachen gelten.

Eine Veränderung der allgemeinen Erregungslage (arousal) durch Hirnreiz und eine Bewertung des Hirnreizes im Sinne eines "approach - avoidance"- Verhaltens (vgl. OLDS & OLDS 1963, PLOOG 1970) wurde bisher bei allen daraufhin untersuchten Wirbeltieren festgestellt. Weitere vergleichende Untersuchungen müßten klären ob diese Mechanismen als das basale und primäre Organisationsprinzip des Vertebratengehirns für die angeborenen, emotionalen Formen des Verhaltens angesehen werden können.

⁺ Bei einem Versuchstier (♂ 17) wurde beim 1. Reizversuch an einem im dorsalen Cortex gelegenen Reizort (4.5 CD) nach langer Latenz Imponieren ausgelöst. In den nachfolgenden Versuchen traten dann vermehrte Vermeidungs- und Fluchtreaktionen auf, aber kein Imponieren. In einer anschließenden Serie von 36 Reizversuchen (60 sec Reiz, 90 sec Pause) wurden die Vermeidungsreaktionen völlig adaptiert, so daß schließlich keinerlei Reaktionen mehr erfolgten. In den nächsten 8 Reizversuchen setzten wieder vermehrt "neutrale" Reaktionen ein, bis schließlich ununterbrochenes Imponieren mit Kopfnicken auftrat, das das Reizende um 6,5 Min. (!) überdauerte. In den darauffolgenden 3 Versuchen ließ sich Imponieren mit Kopfnicken während des Reizes auslösen.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Gehirn des Grünen Leguan wurde mit Hilfe elektrischer Reizung nach verhaltenswirksamen Strukturen gesucht. 516 Reizorte wurden dabei an insgesamt 21 Tieren getestet und die Reizantworten in dafür erstellte Hirnkarten eingetragen.

Ausgelöst wurden einfache motorische, agonistische und autonome Reaktionen. Nicht ausgelöst wurden Fressen, Trinken, Sexualverhalten und innerartliches Kampfverhalten, obwohl Bezugsobjekte, wie Futter oder Artgenossen, geboten wurden.

Wendebewegungen, aggressives Abwehrverhalten und maximale Flucht sind ähnlich wie in dem Gehirn anderer Wirbeltiere repräsentiert. Imponieren konnte von Zwischen- und Mittelhirn reproduzierbar nach Reizende ausgelöst werden, wenn der Reiz kurz vor Einsetzen der Fluchtreaktion abgebrochen wurde.

Als Abklingreaktionen (der reizinduzierten Erregung) wurden nach Reizende u.a. stereotype Grabbewegungen und Lecken beobachtet. Während des Reizes wurden Leckreaktionen besonders vom Vorderhirn ausgelöst.

Die motivationsspezifische Auslösung agonistischer und nicht agonistischer Verhaltensweisen wird anhand ihrer Bedeutung im Spontanverhalten der Tiere diskutiert. Neben sensorischen bzw. motorischen Reizeffekten können unspezifische Reizwirkungen verschiedene spezifische Verhaltensweisen zur Folge haben.

Kurze Beschreibungen des Leguanverhaltens und ein anatomischer Atlas des Leguangehirns sind beigefügt.

LITERATURVERZEICHNIS

- Bagley, C. und C.P. Richter: Electrically excitable region of the forebrain of the alligator. Arch.Neurol. 11: 257-263 (1924).
- Bagley, C. und C.E. Langworthy: The forebrain and midbrain of the alligator with experimental transections of the brainstem. A study of electrically excitable regions. Arch. Neurol. 16: 154-166 (1926).
- Belekhova, M.G. und A.A. Kosareva: Organization of the turtle thalamus: visual, somatic and tectal zones. Brain, Behav. Evol. 4: 337-375 (1971).
- Bremer, F., R.S. Dow und G. Moruzzi: Physiological analysis of the general cortex in reptiles and birds. J. Neurophysiol. 2: 473-487 (1939).
- Demski, L.S. und K.M. Knigge: The telencephalon and hypothalamus of the Bluegill (*Lepomis macrochirus*): evoked feeding, aggressive and reproductive behaviour with representative frontal sections. J. comp. Neurol. 143: 1-16 (1971).
- Diebschlag, E.: Beobachtungen und Versuche an intakten und großhirnlosen Eidechsen und Ringelnattern. Zool. Anz. 124: 30-40 (1938).
- Distel, H.: Katalog der Verhaltensweisen des Grünen Leguan (*Iguana iguana* L., Reptilia) unter Gefangenschaftsbedingungen (in Vorber.).
- Ebbesson, S.O.E., J.A. Jane und D.M. Schroeder: A general overview of major interspecific variations of thalamic organization. Brain, Behav. Evol. 6: 92-130. (1972).
- Fiedler, K.: Verhaltenswirksame Strukturen im Fischgehirn. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg 1967, Zool. Anz. Suppl. 31: 602-616 (1968).
- Goodman, D.C. und J.T. Simpson: Cerebellar stimulation in the unrestrained and unanesthetized alligator. J. comp. Neurol. 114: 127-135 (1960).
- Halpern, M.: Olfactory bulb and accessory olfactory bulb projections in the snake, *Thamnophis sirtalis*. Anat. Rec. 175: 337 (1973).

- Hassler, R.: Thalamo-cortical Systeme der Körperhaltung und der Augenbewegungen. In: D.B. Tower und J.P. Schädé (eds.), Structure and function of the cerebral cortex, pp. 1-32. Elsevier Publishing Company, Amsterdam-London-New York-Princeton 1960.
- Heric, T.M. und L.Kruger: Organization of the visual projection upon the optic tectum of a reptile (Alligator mississippiensis). J.comp.Neurol. 124: 101-111 (1965).
- Hertzler, D.R. und Hayes, W.N.: Cortical and tectal function in visually guided behavior of turtles. J. comp. physiol. Psychol. 63: 444-447 (1967).
- Hess, W.R.: Das Zwischenhirn: Syndrome, Funktionen, Lokalisationen, 2. Aufl. Schwabe, Basel 1954.
- Hess, W.R.: Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes: 1.Teil: Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subcorticaler Hirnabschnitte. Thieme Verlag, Leipzig (1932).
- Holst, E.v. und U.v. Saint Paul: Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 47: 409-422 (1960).
- Hunsaker, D.: Ethological isolating mechanisms in the Sceloporus torquatus group of lizards. Evolution 16: 62-74 (1962).
- Johnston, J.B.: Evidence of a motor pallium in the forebrain of reptiles. J. comp. Neurol. 26: 475-480 (1916).
- Jürgens, U. und D. Ploog: Cerebral representation of vocalization in the squirrel monkey. Exp. Brain Res. 10: 532-554 (1970).
- Kästle, W.: Zur Ethologie des Grasanolis (Norops auratus). 2. Tierpsychol. 22: 16-33 (1963).
- Keating, E.G., L.A. Kormann und J.A. Horel: The behavioral effects of stimulating and ablating the reptilian amygdala (Caiman scleropus). Physiol. Behav. 5: 55-59 (1970).
- Koppanyi, T. und F. Percy: Comparative studies on the excitability of the forebrain. Amer. J. Physiol. 71: 339-343 (1925).
- Maley, M.J.: Electrical stimulation of agonistic behavior in the mallard. Behaviour 34: 138-160 (1969).
- MacLean, P.D.: New findings relevant to the evolution of psychosexual functions of the brain. J. Nerv. Ment. Dis. 135: 289-301 (1962).

- MacLean, P.D.: The triune brain, emotion, and scientific bias. In: F.O. Schmitt (ed.), The neurosciences: second study program, pp. 336-349. The Rockefeller Univ. Press, New York 1970.
- MacLean, P.D. und D. Ploog: Cerebrale representation of penile erection. J. Neurophysiol. 25: 29-55 (1962).
- Nauta, W.J.H. und H.J. Karten: A general profile of the vertebrate brain, with sidelights on the ancestry of cerebral cortex. In: F.O. Schmitt (ed.), The neurosciences: second study program, pp. 7-26. The Rockefeller Univ. Press, New York 1970
- Olds, M.E. und J. Olds: Approach-avoidance analysis of rat diencephalon. J. comp. Neurol. 120: 259-295 (1963).
- Penfield, W. und L. Roberts: Speech and brain mechanisms. Princeton Univ. Press, Princeton 1959.
- Phillips, R.E. und O.M. Youngren: Brain stimulation and species-typical behavior: activities evoked by electrical stimulation of the brain of chickens (*Gallus gallus*). Anim Behav. 19: 757-779 (1971).
- Phillips, R.E., O.M. Youngren und F.W. Peek: Repetitive vocalizations evoked by local electrical stimulation of avian brains I. Awake chickens (*Gallus gallus*). Anim. Behav. 20: 689-705 (1972).
- Ploog, D.: Social communication / among animals. In: F.O. Schmitt (ed.), The neurosciences: second study program, pp. 349-361. The Rockefeller Univ. Press, New York 1970.
- Prechtl, H.: Die Bedeutung des Vorderhirns für das Verhalten von Eidechsen. Experientia 8: 325 (1949).
- Putkonen, P.: Electrical stimulation of the avian brain. Behavioral and autonomic reactions from the archistriatum, ventromedial forebrain and the diencephalon in the chicken. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A.V. Medica 130, 95 pp. (1967).
- Rand, A.S.: A nesting aggregation of iguanas. Copeia 1968: 552-561.
- Rasa, O.A.: The causal factors and functions of "yawning" in *Microspathodon chrysurus* (Pisces: Pomacentridae). Behaviour 39: 39-57 (1971).
- Romeis, B.: Mikroskopische Technik. R. Oldenbourg, München 1948.

- Roberts, W.W.: Are hypothalamic motivational mechanisms functionally and anatomically specific? *Brain, Behav. Evol.* 2: 317-342 (1969).
- Roberts, W.W., M.L. Steinberg und L.W. Means: Hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive, and other motivational behaviors in the opossum, *Didelphis virginiana*. *J. comp. physiol. Psychol.* 64: 1-15 (1967).
- Savage, G.E.: Behavioral effects of electrical stimulation of the telencephalon of the goldfish, *Carassius auratus*. *Anim. Behav.* 19: 661-668 (1971).
- Schapiro, H. und D.C. Goodman: Motor functions and their anatomical basis in the forebrain and tectum of the alligator. *Exp. Neurol.* 24: 187-195 (1969).
- Ten Cate, J.: Physiologie des Zentralnervensystems der Reptilien. *Ergebn. Biol.* 14: 225-279 (1937).
- Tinbergen, N.: The study of instincts. Oxford Univ. Press, London 1951.
- Ulinski, P.S.: Tongue movements in the common boa (*Constrictor constrictor*). *Anim Behav.* 20: 373-382 (1972).
- Ursin, H., K. Wester und R. Ursin: Habituation to electrical stimulation of the brain in unanesthetized cats. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 23: 41-49 (1967).
- Valenstein, E.S.: Behavior elicited by hypothalamic stimulation: A prepotency hypothesis. *Brain, Behav. Evol.* 2: 295-316 (1969).
- Willows, A.O.D. und G. Hoyle: Neuronal network triggering a fixed action pattern. *Science* 166: 1549-1551 (1969).
- Woolsey, C.N.: Organization of somatic sensory and motor area of the cerebral cortex. In: H.F. Harlow und C.N Woolsey (eds.), *Biological and biochemical bases of behavior*. The Univ. of Wisconsin Press, Madison 1965.

ANHANG

Atlas des Gehirns von Iguana iguana

Das Gehirn eines adulten ♂ des Grünen Leguan mit einem Körpergewicht von 4,6 kg und einer Kopf-Rumpflänge von 44 cm wurde mit 4% Formaldehydlösung perfundiert und gefriergeschnitten. Die Schnittflächen des Gefrierblocks wurden photographiert (siehe Methodenteil). Zur Darstellung der Kerngebiete wurden die Schnitte mit Chresyl Violett gefärbt. Sie wurden dann mit einem BAUSCH & LOMB Mikroprojektor 20-fach vergrößert und gezeichnet. Wegen der partiellen Schrumpfung der Schnitte wurden die Umrisse und der Ventrikel nach Photoaufnahmen gezeichnet.

Die Kerngebiete sind mit durchgehenden, geschlossenen Linien dargestellt, wenn eine klare Grenze zu erkennen war. Bei unklarem Grenzverlauf ist die Linie unterbrochen. Durch Schraffierung sind die wesentlichen Fasergebiete gekennzeichnet.

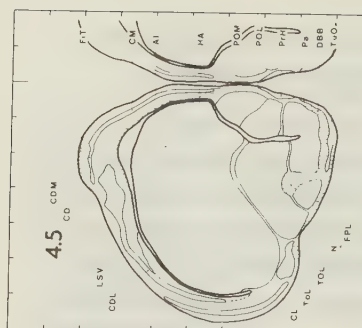
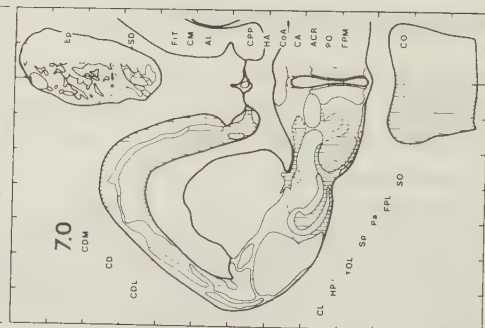
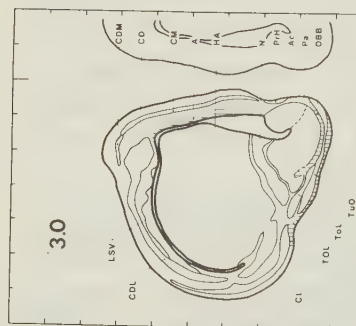
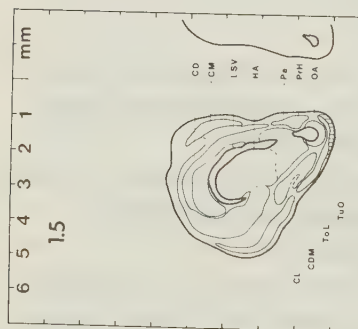
5 weitere Frontal- und 2 Sagittalserien wurden zum Vergleich herangezogen. In allen Serien waren Faser- und Kernfärbungen verwendet worden. 2 Serien waren in Celloidin eingebettet, der Rest wurde gefriergeschnitten. Folgende Färbungen wurden verwendet: Klüver-Barrera (1x), Chresyl Violett (6x), Weil-Lillie variant (4x), Heidenhain-Wölke (2x).

Die Nomenklatur der Hirnstrukturen folgt im wesentlichen der von ARIENS KAPPERS et al. (1936) benützten Nomenklatur, soweit sie nicht in neueren anatomischen Arbeiten geändert wurde. Während für das Tegmentum und die Medulla oblongata der Squamaten nur wenig neuere Literatur existiert (vgl. EBBESSON 1967), konnte für das übrige Mesencephalon und das Zwischenhirn die Arbeit von SENN (1968) an der Eidechse und für die optischen Strukturen und das Vorderhirn die Arbeiten von BUTLER & NORTHCUTT (1971 a u. b) und von NORTHCUTT (1967) am Grünen Leguan verwendet werden. Abweichend von der dort benützten Nomenklatur wird der von BUTLER & NORTHCUTT (1971 b) "central gray" genannte Kern als "nucleus medialis thalami, pars medialis" (MTM) bezeichnet. Die Benennung der Cortexareale folgt der Arbeit von EBBESSON & VONEIDA (1969). Die

Abkürzungen wurden - soweit das möglich war - entsprechend dem Tauben-Atlas von KARTEN & HODOS (1967) gewählt.

In den aufsteigenden Trigemini- und Lemniscusfasern zum Tectum opticum wurde ein Kerngebiet mit starkem Faserplexus gefunden, das als Abkömmling des Nucleus profundus angesehen werden kann, da es mit ihm über eine Zellbrücke nach ventro-rostrad verbunden ist. Dieser Kern wurde "nucleus profundus mesencephali, pars dorsolateralis" (PMdl) genannt. Das Vorhandensein eines Locus coeruleus (LoC) in der Medulla oblongata und die Homologisierung des Nucleus laminaris (La) im Bereich der akustischen Kerne ist bei Iguana fraglich (M. SCHWAB briefl. Mitteilung).

- Ariens Kappers, C.U., G.C. Huber und E.C. Crosby: The comparative anatomy of the nervous system of the vertebrates including man. Macmillan, London 1936.
- Butler, A.B. und R.G. Northcutt: Retinal projections in Iguana iguana and Anolis carolinensis. Brain Res. 26: 1-13 (1971 a).
- Butler, A.B. und R.G. Northcutt: Ascending tectal efferent projections in the lizard Iguana iguana. Brain Res. 35: 597-601 (1971 b).
- Ebbesson, S.O.E.: Ascending axon degeneration following hemisection of the spinal cord in the tegu lizard (Tupinambis nigropunctatus). Brain Res. 5: 178-206 (1967).
- Ebbesson, S.O.E. und T.J. Voneida: The cytoarchitecture of the pallium in the tegu lizard (Tupinambis nigropunctatus). Brain, Behav. Evol. 2: 431-466 (1969).
- Karten, H.J. und W. Hodos: A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (Columba livia). John Hopkins Press, Baltimore 1967.
- Northcutt, R.G.: Architectonic studies of the telencephalon of Iguana iguana. J. comp. Neurol. 130: 109-148 (1967).
- Senn, D.G.: Bau und Ontogenese von Zwischen- und Mittelhirn bei Lacerta sicula (Rafinesque). Acta anat. (Basel), Suppl. 55: 1-150 (1968).



Abkürzungen der abgebildeten anatomischen Strukturen

AC	Nucleus accumbens	3.0	FLM	fasciculus longitudinalis medialis	14.0-21.5
ACP	area cellularis reunions	7.0	FPL	fasciculus prosencephali lateralis	4.5-8.0
Al	alveus	3.0-8.0	FPLd	fasciculus prosencephali lateralis, pedunculus dorsalis	9.0
AT	area triangularis	8.0	FPLv	fasciculus prosencephali lateralis, pedunculus ventralis	9.0-13.0
AV	area ventromedialis thalami	11.0	FPM	fasciculus prosencephali medialis	7.0-11.0
CM	nucleus cerebellaris medialis	15.0	GL	nucleus geniculatus lateralis	9.0, 10.0
CL	nucleus cerebellaris lateralis	16.0	GS	nucleus gustatorius secundus	16.0
CD	cortex dorsalis	1.5-8.0	HA	hyperstriatum anterius	1.5-7.0
CDM	cortex dorsomedialis	1.5-8.0	HB	nucleus habenularis	8.0, 9.0
CDL	cortex dorsolateralis	3.0-8.0	HP	hyperstriatum posterius	6.0-8.0
CH	commissura habenularis	9.0	Imc	nucleus isthmi, pars magnocellularis	15.0, 16.0
CL	cortex lateralis	1.5-7.0	Ipc	nucleus isthmi, pars parvocellularis	15.0, 16.0
CM	cortex medialis	1.5-8.0	IP	nucleus interpeduncularis	15.0, 16.0
CO	chiasma opticum	6.0-8.0	IS	nucleus interstitialis fasciculi longitudinalis medialis	12.0
COA	nucleus commissurae anterioris	6.0	La	nucleus laminaris	20.5
COH	nucleus commissurae hippocampi	7.0	LHy	nucleus lateralis hypothalami	9.0-12.0
COH	nucleus commissurae posterioris	12.0	Lld	nucleus lenticuli lateralis, pars dorsalis	17.5
CP	commissura posterior	10.0-14.0	LMe	nucleus lentiformis mesencephali	10.0
CPP	commissura pallii posterior	7.0	Loc	locus coeruleus	16.0-17.5
CT	commissura tectalis	11.0-12.0	LS	lemniscus spinalis	19.0-21.5
DBB	diagonal band of Broca	3.0-6.0	LSV	lamina supraventricularis	1.5-6.0
DBA	nucleus of the diagonal band of Broca	6.0	LTE	nucleus lentiformis thalami, pars extensa	10.0
DBA	nucleus dorsolateralis anterior thalami	9.0	LTP	nucleus lentiformis thalami, pars plicata	10.0-11.0
DLHy	nucleus dorsolateralis hypothalami	10.0	Mic	nucleus microcellularis	10.0
DM	nucleus dorsomedialis thalami	9.0, 10.0	Mtl	nucleus medialis thalami, pars lateralis	10.0
DM	nucleus dorsomedialis anterior thalami	8.0	Mtm	nucleus medialis thalami, pars medialis	10.0
DSU	decussatio retroinfundibularis	12.0-13.0	MNV	nucleus mesencephalicus trigemini	11.0-13.0
DSV	decussatio supraoptica dorsalis	9.0	MVD	nucleus motorius dorsalis nervi trigemini	19.0
DV1	decussatio supraoptica ventralis	9.0	MVV	nucleus motorius ventralis nervi trigemini	19.0
DV2	nucleus Deiters, pars ventrolateralis	20.5	N	neostriatum	3.0-6.0
DT	decussatio tegmenti	15.0	NGP	nucleus geniculatus praetectalis	10.0-11.0
EP	nucleus entopeduncularis	10.0	NW	nucleus nervi trochlearis	15.0
Ep	epiphysis	7.0-8.0	NSV	nucleus tractus spinalis nervi trigemini	21.5
EW	nucleus Edinger-Westphal	14.0	NVI	nucleus nervi facialis	20.5
FIT	fibrae tangentiales	4.5-8.0			

IX	nucleus nervi glossofaryngei	21.5	ROB	radix optica basalis	11.0, 12.0
X	nucleus oculomotorius	14.0	RPS	nucleus parvocellularis superior raphes	16.0, 17.5
XI	nervus trochlearis	15.0	RPI	nuclei raphes pars inferior	21.5
XII	nervus trigeminus, pars motoria	19.0	RS	nucleus reticularis superioris	17.5-19.0
XIII	nervus trigeminus, pars sensoria	19.0	Rt	nucleus rotundus	10.0
XIV	nervus abducens	21.5	Ru	nucleus ruber	13.0, 14.0
XV	nervus facialis, pars motoria	20.5	SAC	stratum album centrale	11.0-13.0
XVI	nervus facialis, pars sensoria	20.5	SAP	stratum album periventriculare	11.0-14.0
XVII	nervus oculus, pars dorsalis	20.5	SD	saccus dorsalis	7.0, 8.0
XVIII	nervus oculus, pars ventralis	20.5	SGC	stratum griseum centrale	10.0-13.0
XIX	nervus glossopharyngeus et vagus	21.5	SGF	stratum griseum et fibrosum superficiale	10.0-13.0
XX	nucleus olfactorius anterior	1.5	SGP	stratum griseum periventriculare	11.0-16.0
XXI	nucleus olfactorius posterior	14.0	SGR	stratum granulare cerebelli	11.0-16.0
XXII	nucleus oculomotorius, pars dorsolateralis	13.0, 14.0	SME	stria medullaris	8.0, 9.0
XXIII	nucleus oculomotorius, pars dorsalis	14.0, 15.0	SMD	stratum moleculare cerebelli	11.0-15.0
XXIV	nucleus oculomotorius, pars ventralis	20.5	SO	nucleus supraopticus	7.0, 8.0
XXV	nucleus olivaris superior	10.0, 11.0	SOP	stratum opticum	10.0-12.0
XXVI	organum subcommissurale	13.0	SP	nucleus sphaericus	10.0
XXVII	nucleus opticus segmenti	9.0	Spu	stratum Purkinje cerebelli	11.0-15.0
XXVIII	nucleus ovalis	1.5-7.0	SRT	nucleus subrotundus	10.0
XXIX	paleostriatum	10.0	Ta	nucleus tangentialis	20.5
XXX	nucleus posterodorsalis	6.0, 7.0	TGH	tractus geniculo-hypothalamicus	11.0
XXXI	nucleus praepopticus	4.5, 6.0	THP	tractus habenulo-peduncularis	9.0-13.0
XXXII	nucleus parolfactorius lateralis	4.5, 6.0	TMV	tractus mesencephalicus trigemini	15.0-17.5
XXXIII	nucleus parolfactorius medialis	14.0	TOL	tractus olfactorius lateralis	3.0-6.0
XXXIV	nucleus profundus mesencephali, pars dorsolateralis	13.0, 14.0	ToL	nucleus tractus olfactorius lateralis	1.5-4.5
XXXV	nucleus profundus mesencephali, pars lateralis	12.0, 13.0	ToS	torus semicircularis	12.0-14.0
XXXVI	nucleus profundus mesencephali, pars medialis	1.5-6.0	Tro	tractus opticus	8.0-10.0
XXXVII	primordium hippocampi	19.0	TS	tractus solitarius	21.5
XXXVIII	nucleus sensorius principalis nervi trigemini	11.0	TSV	tractus spinalis nervi trigemini	20.5, 21.5
XXXIX	nucleus praetectalis	8.0-12.0	Tuo	tuberculum olfactorium	1.5-4.5
XL	nucleus paraventricularis hypothalami	21.5	Vel	nucleus vestibularis inferior	21.5
XLI	nucleus reticularis inferior	19.0, 20.5	VIT	nucleus ventralis hypothalami	9.0-11.0
XLII	nucleus reticularis medius	17.5, 20.5	VM	nucleus ventrolateralis thalami	9.0, 10.0
XLIII	nucleus magnocellularis superior raphes		VMT	nucleus ventromedialis	8.0
XLIV			VS	nucleus ventromedialis thalami	9.0, 10.0
XLV				nucleus vestibularis superior	17.5, 19.0

DANKSAGUNG

Für die Überlassung der ersten 7 Versuchstiere danke ich Herrn Dr. L. Heck, Tierpark Hellabrunn, München.

Für die Anfertigung von Röntgenaufnahmen danke ich Herrn Dr. H. Backmund und Frau E. Weber.

Herrn Dr. H. Holländer und Frau R. Scheil danke ich für Rat und Unterstützung in anatomischen Fragen.

Frau L. Springorum und Herrn H. Erbe danke ich für die Beratung und Hilfe bei Fotoarbeiten.

Frau E. Borowietz danke ich für die Beschaffung von Literatur. Den Mitarbeitern unseres Labors danke ich für rege Diskussion und Kritik, unseren Tierpflegern für die Versorgung der Leguane.

Für die kritische Durchsicht des Hirnatlas danke ich besonders Herrn Dr. D. Senn und Herrn M. Schwab, Basel.

Schließlich gilt mein ganz besonderer Dank Herrn Professor D. Ploog, der mir das Thema dieser Arbeit stellte und sie durch Ermutigung und kritische Anteilnahme förderte.

LEBENS LAUF

23.5.1944	in Würzburg geboren. Eltern: Wolfgang Distel und Marjele Distel, geb. Weber.
1950 - 1954	Volksschulbesuch in Nürnberg.
1954 - 1956	Progymnasium in Öttingen/Bayern.
1956 - 1964	Neues Gymnasium in Nürnberg bis zum Abitur.
1964/65	Studium der Biologie, Chemie und Geographie an der Universität Erlangen-Nürnberg.
1965 - 1966	18 Monate Wehrdienst.
1966	Heirat mit Barbara Distel, geb. Boehe.
1966/67	Fortsetzung des Studiums in Erlangen
seit 1967	Studium der Biologie, Chemie und Physik an der Universität München.
Sept. 1968	Beginn der Doktorarbeit unter Leitung von Professor Dr. D. Ploog am Max-Planck-Institut für Psychiatrie in München.

